UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE EIREIFUNG, BEFRUCHTUNG UND ZELLTEILUNG VON GYRODACTYLUS ELEGANS V. NORDMANN

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE DER
HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
II. SEKTION DER
LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT
ZU MÜNCHEN

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

VORGELEGT VON

KARL GILLE
AUS HALLE A. S.

LEIPZIG UND BERLIN
WILHELM ENGELMANN
1914

Sonderabdruck aus: »Archiv für Zellforschung«. Bd. XII, Heft 3.

Inhalt.

Seite

Einleitung 416
Material und Methoden 416
I. Vor den Reifeteilungen 417
1. Bau des unreifen Eies 417
2. Ausbildung der Centrosomen für die erste Reifespindel 418
3. Entstehung der Chromosomen der ersten Reifeteilung 421
II. Die Reifeteilungen 427
1. Die erste Reifespindel 427
2. Die zweite Reifespindel 429
3. Die Richtungskörper 429
III. Die Bildung der Vorkerne 430
1. Entstehung des Eikernes 430
2. Entstehung des Samenkernes 431
3. Der Furchungskern 433
IV. Die erste Furchung 434
1. Ausbildung der Chromosomen 434
2. Herkunft der Centrosomen der ersten Furchung 439
3. Die erste Furchungsspindel 445
V. Größe, Gestalt und Anordnung der Chromosomen im Ei und in den Furchungszellen 446
Zusammenfassung 450
Literaturverzeichnis 452

Einleitung.

Durch die Untersuchungen Goldschmidts (1902) und Halkins (1902) über die Eireifung von *Polystomum integerrimum* hatte es sich gezeigt, daß die bis dahin bei derartigen Studien gänzlich übergangenen Trematoden[1]) höchst interessante, von andern Tieren ziemlich abweichende Verhältnisse zeigen. Dem Studium dieser monogenetischen Form ließ dann Goldschmidt Arbeiten über digenetische Arten folgen, über *Zoogonus mirus* (1905/09) und *Dicrocoelium lanceatum* (1908), während sein Schüler Schellenberg (1911) das bereits von Henneguy (1902) und Schubmann (1905) untersuchte *Distomum hepaticum* einer Nachprüfung unterzog. Von *Gyrodactylus elegans*, einer dem *Polystomum* nah verwandten Form, waren durch Janicki (1903) einige Stadien bekannt geworden; eine genauere Untersuchung nahm dann Kathariner (1904) vor. Allein der Umstand, daß die Zahl der Tiere, welche in Reifung begriffene Eier und nicht bereits Embryonen enthalten, außerordentlich gering ist, und außerdem ein Tier immer nur ein einziges solches Ei enthält (es kommen auf 100—150 Tiere nur eins mit einem Ei), ist wohl daran schuld gewesen, daß seine Resultate lückenhaft und ungenau geblieben sind.

Ich unternahm es deshalb, die Reifevorgänge beim *Gyrodactylus* einer nochmaligen Untersuchung zu unterziehen, zumal bei der augenscheinlichen Ähnlichkeit mit den eigentümlichen Vorgängen bei *Polystomum* es möglich erschien, Widersprüche zwischen Goldschmidts und Halkins Angaben klar zu stellen. Doch bevor ich mit der Schilderung meiner Resultate beginne, möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Hertwig, in dessen Institut die Arbeit ausgeführt wurde, den herzlichsten Dank auszusprechen. In gleicher Weise bin ich auch Herrn Professor Goldschmidt, der die Anregung zu vorliegenden Untersuchungen gegeben hat, für seine reiche Unterstützung zu großem Danke verpflichtet. Ebenso sei Herrn Privatdozent Dr. Buchner für sein Interesse an der Arbeit bestens gedankt.

Material und Methoden.

Gyrodactylus ist insofern ein günstiges Objekt, als man zu jeder Jahreszeit Tiere, welche Eier im gewünschten Stadium enthalten, antreffen kann. Freilich macht der schon von Kathariner unangenehm

[1]) Die älteren Arbeiten von Zeller über *Polystomum* (1872) und Wagner (1860) über *Gyrodactylus* haben heutzutage eigentlich nur noch historisches Interesse, da diesen alten Autoren moderne Hilfsmittel noch nicht zu Gebote standen.

empfundene Übelstand der relativen Seltenheit solcher Tiere die Untersuchung mühselig und zeitraubend. Ich erhielt den *Gyrodactylus* von Goldfischen, deren Haut von diesem Parasiten oft in riesiger Menge bedeckt ist. Stets sind die Fische dann auch mit zwei Infusorien, *Cyclochaeta* und *Chilodon*, infiziert. Von allen gebräuchlichen Fixierungsflüssigkeiten erwies sich Flemmings Gemisch als das geeignetste, wenngleich auch hierin die Tiere keineswegs sämtlich gleich gut fixiert waren. Nach Auswaschen mit Brunnenwasser wurden die Würmer dann durch aufsteigenden Alkohol in Cedernholzöl übergeführt und hierin unter dem Mikroskop die gewünschten Stadien ausgesucht und in kleinen Mengen, etwa 4—8 Stück auf einmal, in Paraffin eingebettet. Zur Untersuchung wurden nur Schnitte von 5 μ Dicke verwandt. Totalpräparate wurden zwar auch versucht, aber keine der Carmin- und Hämatoxylinfarben gab brauchbare Bilder, da die starke Färbbarkeit des Plasmas alle übrigen Strukturen verdeckt[1]). Die Schnitte wurden mit Eisenhämatoxylin gefärbt; eine Nachfärbung mit Eosin machte besonders die achromatischen Strukturen deutlicher.

I. Vor den Reifeteilungen.

1. Unreifes Ei.

Von einer Untersuchung der Ovogenese bei *Gyrodactylus* nahm ich Abstand, da hierfür dieses Objekt der Kleinheit der Elemente wegen nicht geeignet zu sein scheint. Ovogonienteilungen, Synapsis usw. konnte ich überhaupt niemals mit Sicherheit erkennen. Ich beginne deshalb meine Schilderung mit dem bereits fertigen unreifen Ei. Von seinem Aussehen geben schon von Janicki und Kathariner eine im wesentlichen richtige Darstellung. Das große im Ootyp liegende Ei ist aus einer kleinen Oocyte durch Aufnahme zahlreicher abortiver Eizellen als Nährzellen entstanden. Nicht selten verschmelzen erst eine Anzahl Ovocyten unter sich zu einer größeren Nährzelle, die dann vom Ei aufgenommen wird (Fig. 1). Da das Ei keine Schale besitzt, nimmt es, so lang es im Ootyp liegt, ganz dessen ovale Form an. Auch das von einer starken Membran begrenzte Keimbläschen ist von derselben Gestalt. Es wird erfüllt von

[1]) Janicki hat allerdings auch Totalpräparate verwandt und sagt sogar von ihnen, daß sie »dank dem hohen Grad der Durchsichtigkeit des Objektes relativ sehr viel bei geringerer Mühe erkennen lassen«. Viel hat er freilich nicht sehen können. Auch Kathariner benutzte zumeist Totalpräparate, hebt aber »die starke Färbbarkeit des Dotters mit den üblichen Kernfärbemitteln« als »erschwerenden Umstand«, den er »nur durch intensive künstliche Beleuchtung zum Teil überwinden konnte«, besonders hervor.

einem sehr feinfädigen, regelmäßigen Kernnetz (Fig. 8). In ihm liegt meist etwas excentrisch gegen den einen Pol zu ein ziemlich großer, ebenfalls elliptischer, sich tiefschwarz färbender Nucleolus (Fig. 12). Seine Lage ist insofern von Interesse, als fast ausschließlich in der Nähe dieses Poles die Nährzellen vom Ei aufgenommen werden. Sie wird noch weiter verständlich durch einen eigenartigen Vorgang, der sich beim fast ausgewachsenen Ei am Kern vollzieht. War das Keimbläschen bis dahin regelrecht elliptisch gestaltet, so treibt es jetzt pseudopodienartige Fortsätze ins Plasma hinein (Fig. 1—3). Schon Janicki beobachtete dies, und Kathariner bestätigte es. Jedoch geben beide keine Erklärung dafür. Diese fingerförmigen Fortsätze finden sich nun keineswegs an jeder Stelle der Kernmembran, sondern immer nur an dem Längspole, in dessen Bereiche die Aufnahme der Nährzellen stattfindet. In den Ausläufern findet man häufig ein paar kleinere, vom Nucleolus abgetrennte Stücke. Offenbar sichert sich der Kern auf diese Weise eine genügende Ernährung, wenn gegen Ende der Wachstumsperiode ein Mißverhältnis zwischen ihm und dem Plasma zu seinen Ungunsten einzutreten droht. Ähnliches wurde schon vor längerer Zeit von Weisman beobachtet und in gleichem Sinne gedeutet. Sodann vor allem von Korschelt bei *Dytiscus*, wo die Fortsätze nur gegen das Nährfach gerichtet sind, aus dem das Ei seine Nahrung bezieht; besonders ausgeprägt findet sich diese Erscheinung nach van Bambecke bei *Pholcus phalangoides*; hier erstrecken sich diese Ausläufer gegen eine dichtere Ansammlung von Fettkörnchen.

2. Ausbildung der Centrosomen für die erste Reifespindel.

Schon am unreifen Ei sehen wir an jedem der Längspole einen schwarzen runden Körper im Plasma liegen (Fig. 1 und 4: nur einer auf dem Schnitt getroffen. Fig. 2: beide). Er ist nicht homogen gefärbt, sondern es hat den Anschein, als setzte er sich aus zahlreichen schwarzen Körnchen zusammen, die viele winzige Stellen frei und dadurch hell erscheinen lassen. Obwohl diese Gebilde sehr weit von der Kernmembran entfernt liegen und auch nicht die geringste Strahlung an ihnen wahrzunehmen ist, so läßt doch die Lage an entgegengesetzten Polen in ihnen Centrosomen vermuten. Daß wir es aber tatsächlich mit solchen zu tun haben, beweist ein eigenartiger Umbildungsprozeß, welchen man Schritt für Schritt verfolgen kann. Je näher nämlich das Ei der Reifephase kommt, desto mehr schwindet von der Mitte ausgehend, die schwarze Färbung des Körpers (Fig. 2; das obere). Bald bleibt nur noch eine dunkle Rindenzone, die einen hellen Fleck umschließt, in dessen Innerem

schon jetzt zuweilen ein kleines Pünktchen, das Centriol, sichtbar wird (Fig. 3; das obere). Zugleich bemerken wir, daß auch eine Formveränderung stattgefunden hat: Aus der runden Gestalt ist eine elliptische geworden.

Die Rindenschicht wird nun immer heller und homogener und wächst dabei beträchtlich heran. Wie uns Fig. 3 zeigt, geht die Umwandlung keineswegs gleichzeitig an beiden Polen vor sich; immer ist dasjenige Centrosom, welches an der gelappten Seite des Kernes liegt, in der Umformung beträchtlich voraus. Erst nachdem das Centroplasma (die Rindenschicht des Centrosoms) völlig homogen geworden ist, tritt eine Strahlung auf (Fig. 6). Diese wird immer kräftiger, je mehr das Centrosom wächst, denn seine volle Größe erreicht es erst kurz vor der Ausbildung der ersten Reifespindel (Fig. 7). Das fertige Centrosom (Fig. 7) hat also folgenden Bau: Die breite homogene, mit Eosin sich stark färbende Rindenschicht, das Centroplasma (Centrosom Boveris) umschließt einen kleinen, etwas excentrisch liegenden ungefärbten Hof, in dessen Mitte das schwarze Centriol liegt. Vom Centrosom geht eine kräftige Strahlung aus, jedoch gehen die Strahlen nicht durch die homogene Zone, sondern enden an ihrer Oberfläche. Das Centroplasma ist außerordentlich scharf gegen das Zellplasma abgesetzt, so daß es mitunter den Anschein hat, als würde es von einer Membran umschlossen.

Der geschilderte Umwandlungsprozeß der Centrosomen geht ganz gesetzmäßig vor sich: eine Täuschung, durch einen ungleichen Grad der Extraktion hervorgerufen, kann nicht vorliegen, zumal da der gleiche Vorgang in allen Furchungszellen beobachtet werden kann, worauf ich weiter unten noch zu sprechen kommen werde.

Leider vermag ich über die Herkunft des Centrosoms im unreifen Ei nichts Bestimmtes anzugeben. Sicherlich nehmen die im ausgewachsenen Ei stets vorhandenen zwei Centrosomen aus einem ihren Ursprung in gleicher Weise, wie es in den Furchungszellen während der Kernruhe der Fall ist, wovon später noch die Rede sein wird. Sein färberisches Verhalten weist vielleicht darauf hin, daß es aus dem Kern seinen Ursprung genommen haben könnte; es nachzuweisen gelang mir jedoch nicht. In ganz jungen Ovocyten ist es sicher nicht zu sehen. In etwas größeren Eizellen ist sein Vorhandensein schwer zu entscheiden, da irgendein schwarzer Körper im Plasma ebensogut Rest eines Nährzellenkernes sein kann. Erst wenn es sich geteilt hat und die Teilstücke etwas herangewachsen sind, läßt es sich durch seine Lage und Größe sicher erkennen.

Aus seiner Färbung auf die Herkunft aus dem Kern zu schließen, ist wohl deshalb nicht ganz unberechtigt, da ja bekanntlich R. Hert-

WIG (1898) am *Actinosphaerium* bei den sogenannten Reduktionsteilungen der Cysten die Differenzierung des Centrosoms aus chromatischen Massen des Kernnetzes Schritt für Schritt verfolgen konnte. Das spongiös gebaute, mit Borax-Carmin sich färbende Centrosom macht dann einen ähnlichen Umbildungsprozeß durch.

Wie Kerne sich färbende Centrosomen beobachteten ferner noch FRANCOTTE (1898) bei Polycladen, SCHOCKAERT bei *Thysanozoon* (1905). Die Entfärbung beginnt hier allerdings erst mit der Metakinese, geht centripetal vor sich, und soll zu einem völligen Schwund des Centrosoms führen, während bei unserm Objekt die Entfärbung in den Prophasen und centrifugal verläuft und das »Aktivwerden« kennzeichnet. Auch GOLDSCHMIDT (1905) berichtet bei *Zoogonus* ähnliches. Hier behalten freilich die stabförmigen Centrosomen des unreifen Eies während der ersten Reifeteilung ihr Aussehen bei, um erst bei der zweiten Reifeteilung in ein kugeliges farbloses Centrosom mit Centriol überzugehen, so daß die Centrosomengestalt schon ein sicheres Merkmal zur Unterscheidung der beiden Reifeteilungen wird.

Aber noch eine Eigentümlichkeit der Centrosomen des unreifen Eies haben wir bisher nicht erwähnt; sie sind nämlich schon von Anfang an von ungleicher Größe. Je größer die Centrosomen werden, desto auffälliger wird der Unterschied. Von den völlig ausgebildeten Centrosomen der ersten Reifespindel ist das eine fast doppelt so groß als das andre, und zwar liegt das größere stets am Eipol, während das kleinere den Richtungspol einnimmt (Fig. 9, 10 und 11). Daß sie anfangs von ungleicher Größe sind, kann allerdings nicht weiter wunder nehmen, da, wie ich schon oben erwähnte, die Umwandlung nicht gleichzeitig vor sich geht. Später aber wächst das eine offenbar viel mehr, so daß sich schließlich der beträchtliche Größenunterschied ergibt. Vielleicht läßt sich das ungleiche Wachstum damit in Zusammenhang bringen, daß das größere Centrosom an dem Pole liegt, in dessen Bereiche die Nährzellen aufgenommen werden, somit also günstigere Wachstumsbedingungen hat.

Ungleiche Größe der Centrosomen der Reifungsteilungen beobachtete GOLDSCHMIDT zum ersten Male bei *Zoogonus*. Auch in allen Furchungszellen, die sich ungleich teilen, konnte er den Centrosomenunterschied feststellen, wie schon früher bei *Polystomum* (1902); hier allerdings nicht bei den Reifeteilungen, woran vielleicht auch nur ein ungünstiges Material schuld war. HALKIN (1902) erhielt von den achromatischen Strukturen der Reifeteilungen bessere Bilder als GOLDSCHMIDT. Er erwähnt zwar nichts von einem Größenunterschied; da er ihn jedoch in den Furchungszellen ebenfalls übersehen hat, könnte er ihm

auch hier nur entgangen sein. Für Mesostomum hat, wie schon Goldschmidt erwähnt, Bresslau gleiches angegeben. Goldschmidts Folgerung, »daß die Größe der Centrosomen bei diesen Objekten der Größe der aus der Teilung entstehenden Zellen proportional ist«, kann ich freilich nur teilweise beipflichten; denn ich muß erwähnen, daß ich bei Furchungszellen zu keinem sicheren Resultate kommen konnte. Manchmal schien ein Unterschied zu bestehen, manchmal aber auch nicht. An dieser Unsicherheit ist vor allem der Umstand schuld, daß die Centrosomen der Furchungszellen kleiner sind und außerdem nur selten schärfer hervortreten. Kathariner schildert sie nur als helle Flecke, bei Eosinfärbung treten sie jedoch als distinct gefärbte Körper zuweilen deutlicher hervor, meist ist allerdings dann nur eins ganz deutlich.

Da bei ihrer Lage an den Längspolen des unreifen Eies eins und zwar stets das größere an der Stelle im Plasma liegt, wo der Kern pseudopodienartige Fortsätze treibt, so liegt gewiß die Vermutung nahe, daß auch das Umgekehrte der Fall sein könnte, nämlich, daß unter dem Einfluß des Centrosoms das Plasma mit diesen fingerförmigen Fortsätzen in den Kern hineindringt. Obwohl es häufig so aussieht, als sei dies der Fall, so glaube ich doch nicht den Vorgang so deuten zu dürfen. Denn einmal sind diese Bildungen am Kern schon vorhanden, wenn das Centrosom noch schwarz und ohne Strahlung, also noch nicht aktiv ist, und dann erreichen sie sogar während dieser Zeit den Höhepunkt ihrer Ausbildung, um hernach wieder zurückzuweichen. Sind die Centrosomen jedoch aktiv geworden, so wird unter dem Einfluß der Strahlung das Plasma in breiter Zone in stumpfen Vorwölbungen in das Keimbläschen hineingedrückt (Fig. 7); dadurch findet die Auflösung der Kernmembran statt, und das Plasma strömt in den Kern hinein. Diese Erscheinung tritt an beiden Polen auf, während die pseudopodienartigen Fortsätze des Kernes, wie schon erwähnt, immer nur an dem einen Pole auftreten, in dessen Bereiche die Nährzellen aufgenommen werden. Da zudem in Furchungszellen etwas Derartiges nicht wieder zu beobachten ist, so ist wohl die schon oben ausgesprochene Vermutung, daß das Keimbläschen zu seiner besseren Ernährung amöboide Bewegungen ausführt, ganz gerechtfertigt.

3. Entstehung der Chromosomen der ersten Reifespindel.

Wenden wir uns nunmehr der so wichtigen und vielumstrittenen Frage nach der Entstehung der Chromosomen der ersten Reifespindel zu. Bei *Gyrodactylus* besitzt das Keimbläschen des sich zur Reifeteilung anschickenden Eies ein völlig achromatisches Kernnetz und einen tief

geschwärzten großen Nucleolus (Fig. 1 u. 2). Diese Beobachtung stimmt mit der Katharineks bei *Gyrodactylus* und Goldschmidts bei *Polystomum* überein. Janicki läßt dagegen bei *Gyrodactylus* den Kernraum von feinen chromatischen Körnchen erfüllt sein, aus denen seiner Vermutung nach die Chromosomen sich bilden. Doch hat er keine positiven Beobachtungen hierüber machen können. Mit den Angaben Goldschmidts stehen die Halkins im Widerspruch. Dieser Forscher läßt den Nucleolus völlig achromatisch sein, zeichnet aber im Kernnetz allerlei chromatische Körperchen. Er sagt nun selbst schon: «L'aspect de cette dernière (des Kernnetzes) est, du reste, assez peu constant, et le mode de coloration ainsi que le degré de coloration ont certainement une influence sur le nombre des éléments du noyau qui se colorent.» Sicherlich ist auch sein Material nicht sonderlich gut fixiert gewesen; denn von den Chromosomen der Reifungsteilungen gibt er im Vergleich mit Goldschmidt ganz ungenügende Bilder. So glaube ich, daß das, was sich bei ihm »chromatisch« gefärbt hat, nur verklumpte Teile des Kernnetzes sind, die bei schwachem Differenzieren die Farbe länger halten (bei Eisenhämatoxylinfärbung). Die Ausbildung wirklicher Chromosomen zeigt er dagegen auf keinem einzigen Bilde. Bevor ich nun auf die übrige Literatur eingehe, möchte ich zunächst die eignen Befunde schildern. In dem anfangs tiefschwarz gefärbten Nucleolus treten Vacuolen auf, und seine Färbbarkeit nimmt schnell ab, Vorgänge, die ja ziemlich allgemein bei der Auflösung der Nucleolen beobachtet wurden. Die homogene Färbung ist jetzt in eine mehr körnige übergegangen. Auf günstigen Bildern (Fig. 4) erkennt man, daß die Chromatinkörner nicht regellos im Nucleolus liegen, sondern zu einem wirr durcheinandergeschlungenen langen Faden aufgereiht sind, während in der Plastingrundmasse einige Vacuolen vorhanden sind. Ein späteres Stadium stellt wohl Fig. 5 dar. Hier sind im Nucleolus Bildungen aufgetreten, welche stark an die Lampenbürstenchromosomen erinnern, wie sie bei Amphibien und andern Tieren gefunden wurden; bei diesen sind sie freilich im Kernnetz gelegen, hier jedoch im Nucleolus enthalten. Etwas Ähnliches beobachtete Carnoy bei Amphibien. Entweder traten innerhalb der Nucleolen chromosomartige Bildungen auf, die durch Bersten der Nucleolenwand ins Kernnetz gelangten und hier zu den endgültigen Chromosomen wurden, oder es bildeten sich in den Nucleolen Chromatinkörnchen, die erst während ihres Austrittes sich im Kernnetz zu gefiederten Chromosomen anordneten. Carnoy vertritt also auch die Anschauung, daß aus dem Nucleolus die Chromosomen hervorgehen. Daß diese chromosomenähnlichen Figuren durch Bersten des Nucleolus frei werden, habe ich

freilich nie gesehen. Bei noch weiter fortschreitender Abnahme der Basizität des Nucleolus scheinen nun diese Gebilde in sehr feinkörnige Fäden überzugehen. Auf Fig. 6 sehen wir ein paar solcher Fäden innerhalb des schon ganz farblosen Nucleolus liegen; der eine ragt zur Hälfte ins Kernnetz hinaus; zwischen zwei Zipfeln des Nucleolus liegen zwei ebensolche Fäden bereits frei im Kernnetz, in welchem in einem andern (nicht gezeichneten) Schnitt noch ein paar Chromosomen gelegen sind. Zugleich sehen wir als Zeichen, daß das Ei der Reifephase näher gerückt ist, daß das Centrosom farblos geworden ist, und die Strahlung begonnen hat. Fig. 7 zeigt ein noch weiter vorgeschrittenes Stadium. Die Strahlung ist außerordentlich kräftig. Im Kernnetz liegen fast fertige Chromosomen, die sich stärker färben, und deren körnige Zusammensetzung durch eine stattgefundene Kontraktion nicht mehr so deutlich ist. Aus dem schon ganz farblosen und nur noch ein wenig vacuolisierten Nucleolus kommt gerade das letzte Chromosom heraus (Fig. 7 *a*). Es ist ein noch deutlich körnig zusammengesetzter, zopfartig aufgewickelter Doppelfaden. Er liegt innerhalb einer kleinen Schrumpfungsvacuole im Nucleolus. Über seine Chromosomennatur kann kein Zweifel bestehen, wenn man ihn mit den übrigen schon im Kernnetz liegenden Chromosomen vergleicht. Daß er wirklich innerhalb des Nucleolus gelegen ist und nicht etwa nur parallel zu seiner Oberfläche über oder unter ihm, wird dadurch erwiesen, daß er durch die ganze Dicke des Nucleolus hindurchgeht, wie man sich durch Drehen der Mikrometerschraube überzeugen kann. Auf Fig. 7 ist der Nucleolus nur skizziert; zur besseren Übersicht ist er auf Fig. 7*a* nochmals mit seinem Chromosom gezeichnet. Mit seinem Ende ragt dasselbe frei über die Oberfläche des Kernkörperchens empor. Auf welche Weise die Chromosomen aus dem Nucleolus frei werden, habe ich nicht mit Sicherheit ermitteln können. Auf Fig. 6 und Fig. 7*a* sehen wir sie gerade im Begriff, den Nucleolus zu verlassen, vielleicht aktiv, vielleicht aber auch passiv durch Einfluß des Centrosoms und seiner Strahlung.

In ähnlicher Weise entstehen in Furchungszellen die Chromosomen aus nucleolusartigen Gebilden, den Karyomeriten, wovon später noch die Rede sein wird.

Die Frage, ob zwischen Chromosomen und Nucleolen Beziehungen bestehen, spielt in der Literatur eine große Rolle. Die nucleoläre Entstehung der Chromosomen wurde angegeben vor allem von Wilson (1901), Hartmann (1902) Böhmig 1908), Goldschmidt (1902) und Günther (1904), früher außerdem von Carnoy (s. oben und Fick (1899). Ihre Angaben erfuhren hauptsächlich durch Vejdovsky (1907), Buchner

(1911) und Jörgensen (1912) eine Kritik. Sie sind alle drei übereinstimmend der schon von den älteren Autoren, Rückert (1892) und Born (1894) vertretenen Ansicht, daß die Chromosomen jederzeit im Kernnetz enthalten sind, daß sie also niemals aus dem Nucleolus hervorgehen, noch überhaupt sich jemals Nucleolensubstanz irgendwie an ihrer Bildung beteilige. Letzteres wurde vor allem von R. Hertwig (1898) bei *Actinosphaerium* beschrieben; auch Böhmig (1898) sieht in den Nucleolen Reservesubstanzen für die Chromosomen.

Für die Entstehung der Chromosomen eine so strenge Regel aufzustellen, wie es die oben genannten Forscher tun, scheint mir nach meinen Resultaten an *Gyrodactylus* nicht berechtigt zu sein. Vergleicht man z. B. meine Fig. 4 mit Vejdovskys Fig. 44 auf Taf. II seiner großen Monographie (1907), so erblickt man in beiden Bildern einen wirr durcheinandergeschlungenen, aus einzelnen kleinen schwarzen Kügelchen zusammengesetzten chromatischen Faden, mit dem einzigen Unterschiede, daß er bei Vejdovskys Objekt im Kernnetze, bei *Gyrodactylus* dagegen im Nucleolus gelegen ist. Auch die mit feinen Ausläufern versehenen Lampenbürstenchromosomen finden sich ebenso im Nucleolus, wie bei seinen Würmern m Kernnetz (Fig. 5). Buchner prüfte Hartmanns Objekt *Asterias* und es glückte ihm, dauernd während des ganzen Eiwachstums die Tetraden neben dem Nucleolus nachzuweisen. Auch bei *Polystomum*, das Goldschmidt untersucht hat, will er sie gesehen haben und er glaubt, daß nur zu langes Differenzieren sie zum Verschwinden gebracht habe. Ich glaube aber, daß man durchaus nicht alles, was bei Eisenhämatoxylinfärbung nach kurzem Differenzieren noch schwarz bleibt, als Chromatin ansprechen darf. Halkins *Polystomum*-Bilder sind sicherlich, wie ich schon oben erwähnt habe, nach solchen ungenügend differenzierten Präparaten entworfen worden. Jedenfalls hat man ein noch weit größeres Recht, das als Chromatin bzw. als Chromosomen anzusehen, was auch nach starkem Differenzieren die Farbe hält; und das ist bei meinen *Gyrodactylus*-Präparaten der Fall.

In neuester Zeit hat sich auch Jörgensen (1913), der leider zu früh der Wissenschaft entrissen wurde, in seinen letzten Arbeiten sehr scharf gegen die Möglichkeit einer nucleolären Entstehung der Chromosomen ausgesprochen. Wie vor ihm Vejdovsky und andere gezeigt hatten, bewies er aufs deutlichste, daß erst gegen Ende der Wachstumsperiode die Chromosomen im unreifen Ei wie in der Mitose mittels Kernfarbe (Eisenhämatoxylin) nachgewiesen werden können, daß sie vorher (und in ruhenden Zellen) aber oxychromatisch sind, d. h. nur durch Plasmafarben sichtbar gemacht werden können. Ein umgekehrtes Verhalten

zeigen die Nucleolen: sie sind anfangs basichromatisch, nehmen also basische Kernfarben an, um später in Oxychromatin überzugehen. Dieses gesetzmäßige Verhalten hat er kurz das »Gesetz von der umgekehrten Reaktion« genannt. Seine Gültigkeit hat er außer durch färberische Methoden auch besonders überzeugend durch chemische Experimente, seine Verdauungsversuche mit Pepsinsalzsäure, bewiesen: Nucleinsäurekomponenten werden nicht verdaut, daher sind die basichromatischen Mitosechromosomen nicht verdaubar, wohl aber die oxychromatischen des wachsenden Eies; letztere enthalten also kein Chromatin. Von großer Wichtigkeit ist es auch, daß färberisch sich gleich verhaltende Nucleolen verschiedener Tierarten sich dennoch der Verdauung gegenüber verschieden resistent erwiesen.

Theoretisch steht man der Entstehung der Chromosomen aus Nucleolen besonders deswegen skeptisch gegenüber, weil dadurch der Individualitätstheorie der Chromosomen der Boden entzogen zu werden droht. Günther (1904) läßt daher die Chromosomen in den Nucleolus hineinwandern, um sie dann später wieder herauskommen zu lassen. Goldschmidt (1902) glaubt freilich, daß sie herauswachsen, daß mithin Nucleolensubstanz in Chromosomensubstanz übergeht. Das ist aber nach Jörgensen niemals der Fall. Er konnte beim Eiwachstum von *Melamphaës*, einem Tiefseefisch, Stadien feststellen, wo im Kern nur noch eine einzige Chromatinart, die oxychromatische Chromosomensubstanz, vorhanden ist, während die vorher vorhandene reich entwickelte basichromatische Nucleolensubstanz ganz geschwunden ist. Hier kann also unmöglich die Nucleolensubstanz direkt in die Chromosomen übergehen. Auch Vejdovsky bemerkt, daß während der Ausbildung der Chromosomen kein Abnehmen der Nucleolen an Größe oder Färbbarkeit stattfindet. Bei *Gyrodactylus* scheint nun der Fall dem Günther'schen ähnlich zu liegen: wenn die Chromosomen innerhalb des Nucleolus liegen, so können sie anfangs in dem stark tingierten basichromatischen Nucleolus nicht nachgewiesen werden. Erst später, wenn die Reaktionsumkehr eintritt, wenn die Nucleolen oxychromatisch, die Chromosomen dagegen basichromatisch werden, können sie innerhalb des Nucleolus wahrgenommen werden. Das chemische Verhalten der beiden Kernkomponenten ist wohl sicherlich das gleiche, wie es Jörgensen gefunden hat, nur die morphologische Lagerung beider Gebilde weicht bei *Gyrodactylus* (und auch bei *Polystomum*) von der bei den meisten übrigen Tieren konstatierten ab. Auf einigen meiner Bilder (Fig. 6 und 7*a*) sieht es freilich auch so aus, als ob die Chromosomen aus dem Nucleolus herauswüchsen, da sie zur Hälfte aus ihm hervorragen. Ich meine aber, daß dies nur Stadien auf

ihrer Wanderung ins Kernnetz darstellen, welche vermutlich durch die Centrosomen herbeigeführt wird. Jörgensen hat auch sehr schön bei *Melamphaës* gezeigt, daß man nicht jedes chromosomenähnliche Gebilde einfach für ein Chromosom ansehen darf. Die Oocyten dieses Tieres haben anfangs zahlreiche runde Nucleolen, die dann in chromosomenartige Ringe usw. übergehen. Daß sie jedoch keine Chromosomen darstellen, bewies er dadurch, daß er neben ihnen immer die oxychromatischen Chromosomen nachweisen konnte (Taf. VII, Fig. 125). Auf meiner Fig. 7 bzw. 7*a* kann es jedoch keinem Zweifel unterliegen, daß die im Kernnetz liegenden Chromosomen und die im oxychromatisch gewordenen Nucleolus enthaltenen Gebilde identisch sind. Übrigens stimmen die Angaben derer, die die Chromosomen beständig und nur im Kernnetz liegen lassen, auch nicht untereinander überein. Ein Teil (z. B. Vejdovsky, Jörgensen) betont ausdrücklich, daß die Chromosomen erst gegen Ende der Wachstumsperiode mittels Eisenhämatoxylin nachgewiesen werden können, vorher aber (nach der Synapsis) sich nur mit sauren Plasmafarben färben. Andre Autoren dagegen, so Buchner und Schellenberg, haben sie mit Eisenhämatoxylin jederzeit nachweisen können. Es bleibt also nichts andres übrig als anzunehmen, daß beides möglich ist. Goldschmidt beschreibt bei *Polystomum* vor Ausbildung der Chromosomen einen Zerfall des Nucleolus in mehrere Teile, sogenannte Karyomeriten und glaubt, daß aus jedem ein Chromosom hervorgeht. Es ist aber sicher, daß die diesbezüglichen Bilder (seine Fig. 4, 5, 8, 9, 10) Stadien nach den Reifeteilungen darstellen, welche die beiden Vorkerne enthalten, wie es Halkin angibt. Die in Fig. 4 und 8 eingezeichneten Gebilde sind daher nicht als Spermaköpfe zu deuten. Auch Kathariner hält Eier mit Karyomeriten für reife Eier, ebenso äußert sich Matthiessen (1904).

Während der Ausbildung der Chromosomen befindet sich das Ei meist noch im Ootyp, seltener bereits im Uterus, wo stets erst die Reifeteilungen stattfinden. Schon Wagner hat das Übertreten des Eies in den Uterus im Leben beobachtet. Meine Fig. 8 bestätigt im wesentlichen seine Beschreibung. Man sieht deutlich, wie das Ei durch die enge Papille hindurchgepreßt wird. Im Uterus geht es dann in die Kugelform über. Noch vor Auflösung des Keimbläschens dringt das Spermatozoon ein; doch will ich die Vorgänge der Befruchtung erst nach Schilderung der Reifeteilung darstellen, um die Übersichtlichkeit zu wahren.

II. Die Reifeteilungen.

1. Die erste Reifespindel.

Nach Ausbildung der Chromosomen wird nunmehr durch Vordringen der Strahlen des Centrosoms die Kernmembran aufgelöst. Das Plasma dringt in den Kernraum ein und vermischt sich mit den Resten des Nucleolus, der zuletzt eine ganz plasmaähnliche aufgelockerte Masse geworden ist und niemals schwarz mehr gefärbt ist. Halkin bildet in seiner Fig. 9 einen schwarzen kugeligen Körper ab, welchen er als Rest des Nucleolus deutet. Ich halte dies aber für irgendein Kunstprodukt, wie überhaupt alle seine Bilder der chromatischen Teile der Reifeteilungen mehr oder weniger Artefakte darstellen, hervorgerufen durch ungenügende Fixierung. Auch ich machte die Erfahrung, daß das Chromatin der Reifeteilungen bei der Fixierung sehr leicht bröcklich zerfällt, eine unangenehme Eigenschaft, die die Zahl brauchbarer Bilder der an und für sich schon raren Stadien noch stark herabsetzt. Das Verhalten der ersten Reifespindel ist in mehrfacher Hinsicht auffällig. Was am meisten in die Augen springt, ist die Tatsache, daß sie sich durchs ganze Ei erstreckt, wie es auch Katharıner und Janicki angeben. Ein gleiches Verhalten zeigen die übrigen bereits untersuchten Trematoden. Auch bei andern niedrig stehenden Tieren kommt es vor: so beschreibt es Bresslau (1904) für *Mesostomum*, Jörgensen bei *Nephelis* (1908) und *Piscicola* (1913). Ich stimme Jörgensen bei, wenn er hierin ein primitives Verhalten ausgedrückt findet.

Nicht weniger auffällig ist der riesige Unterschied in der Größe der Centrosomen. Das am vegetativen Eipol liegende ist gut doppelt so groß als das am animalen Pol gelegene. Die Bedeutung dieser Erscheinung habe ich bereits weiter oben gewürdigt.

Im Plasma fällt eine sich wesentlich dunkler färbende Zone am vegetativen Pol auf. Goldschmidt und Halkin beschreiben sie an beiden Polen. Katharıner konnte sie jedoch auch nur am vegetativen Eipol finden. Vielleicht läßt sich diese Erscheinung darauf zurückführen, daß beim wachsenden Ei hier (am Pole des größeren Centrosoms) die Nährzellen aufgenommen werden, so daß ein größerer Dotterreichtum auf diese Weise bewirkt wurde. In den Furchungszellen hat sich dieser Unterschied dann wieder ausgeglichen.

Wenden wir uns nunmehr dem Verhalten der chromatischen Teile zu. Im vorigen Abschnitt haben wir bereits die Bildung der Chromosomen aus dem Nucleolus beschrieben und müssen wir jetzt noch etwas näher

auf ihre Gestalt eingehen. In Fig. 7, wo die Kernmembran und der Nucleolus noch erhalten sind, sehen wir Doppelstäbchen, die teils zopfartig zusammengewunden sind, teils sich auch ringförmig aneinandergelegt haben. Sie lassen noch mehr oder weniger deutlich ihre Zusammensetzung aus einzelnen Körnchen, den Chromomeren Eisens, erkennen. Wie diese Figuren in die Äquatorialplatte eingeordnet werden, habe ich nicht beobachtet. Die nächsten Bilder, Fig. 9—11, zeigen sie bereits im Äquator der Spindel. Da sie ziemlich klein sind und außerordentlich dicht beisammen liegen, erhielt ich nur wenig Bilder, bei denen ihre Form und Zahl sicher zu bestimmen ist. Sie sind noch wesentlich kürzer geworden als in den Prophasen und lassen eine Zusammensetzung aus Körnchen nicht mehr erkennen. Sie liegen der Länge nach in der Spindelachse und haben recht verschiedene Formen (Fig. 9*a* und 10*a* zeigen die Chromosomen von Fig. 9 und 10 bei stärkerer Vergrößerung). So finden sich lange, an den Enden und in der Mitte knopfförmig angeschwollene Stäbe. Es sind dies dieselben f-förmigen Gebilde, die bei Polycladen (Francotte) und von Vejdovsky (1907) bei verschiedenen Oligochäten beschrieben wurden. Ihre Entstehung hat Vejdovsky aufs genaueste verfolgen können, und es ist kein Zweifel, daß sie auch hier Dyaden darstellen, hervorgegangen durch die endweise Vereinigung der Doppelstäbchen in den Prophasen. Außer diesen f-Figuren finden sich dann noch lange, an beiden Enden hantelförmig angeschwollene Stäbe. Sie sind vermutlich ebenso entstanden, nur ist der Verschmelzungspunkt in der Mitte nicht mehr erkenntlich. Dann finden sich noch wesentlich kleinere, die sich mehr oder weniger deutlich als noch parallel nebeneinander liegende Doppelstäbchen erkennen lassen. Die Zahl dieser Doppelchromosomen oder Dyaden ist sechs, während die Normalzahl nach Feststellung in Furchungszellen und Spermatogonien zwölf beträgt. Katharıner und Janicki geben acht an, doch ist diese Zahl sicherlich falsch. Ob die Dyaden längsgespalten sind, wie Vejdovsky angibt, konnte ich bei der Kleinheit des Objektes nicht entscheiden. Dagegen finde ich ebenfalls beträchtliche Größenunterschiede; die Hälfte sind solche langen f- und hantelförmigen Figuren, während die übrigen drei wesentlich kleiner sind. Vejdovsky führt diese Größendifferenzen auf ein ungleiches Wachstum zurück; daß sie bei *Gyrodactylus* nicht so erklärt werden können, davon soll später in einem besonderen Kapitel gesprochen werden.

Anaphasen fehlen mir leider. Aber es ist wohl sicher, daß die verkoppelten Teile einer Dyade in der Mitte auseinanderreißen. Die im Ei zurückbleibenden Chromosomen, welche sich ebenso wie die des Richtungskörpers durch verschiedene Größe auszeichnen (Fig. 12, 13), rücken

während der Abstoßung des Richtungskörpers dicht an das große Centrosom heran, wie wenn sie einen Ruhekern bilden wollten. Am Centrosom ist während dieser Zeit auch keinerlei Strahlung zu bemerken. Von einer Teilung konnte ich nichts wahrnehmen. Kurze Zeit nach Abschnürung des Richtungskörpers setzt die Strahlung wieder ein und nunmehr rücken die Chromosomen wieder in die Mitte des Eies, um die Äquatorialplatte der zweiten Reifespindel zu bilden (Fig. 14—19).

2. Zweite Reifespindel.

Vejdovsky gibt für seine Objekte an, daß die Chromosomen der zweiten Reifespindel dieselben Dyadenfiguren darstellen wie bei der ersten. Ich finde jedoch nur sechs einfache stabförmige Chromosomen, aus denen durch Längsspaltung die Tochterplatten hervorgehen, wie Bilder der Anaphase zeigen (Fig. 13, 16, 17, 18). Ähnlich wie die erste, erstreckt sich die zweite Richtungsspindel ebenfalls fast durch das ganze Ei. Für *Polystomum* gibt Halkin gleiches an, während Goldschmidt gefunden hat, daß sie wesentlich kürzer als die erste ist. Außer durch die Gestalt der Chromosomen und das Vorhandensein des ersten Richtungskörpers unterscheidet sich die zweite Reifespindel von der ersten dadurch, daß sie asymmetrisch ist: sie besitzt nur am Eipol ein großes Centrosom. Ich glaube kaum, das andre übersehen zu haben, da nämlich im Gegensatz zu Goldschmidts Schilderung von *Polystomum* die Centrosomen bei *Gyrodactylus* während der Reifeteilungen sehr deutlich sind. Das Centriol mit seinem hellen Hof ist zwar seltener zu sehen, stets setzt sich aber das völlig homogene Centroplasma gegen das körnige Protoplasma der Zelle sehr scharf ab. Auch Schubmann (1905) hebt die Größe und Deutlichkeit der Centrosomen besonders hervor. Unbegreiflicherweise sind die Angaben Katharíners über die Reifeteilungen völlig ungenügend. Abgesehen davon, daß er eine falsche Chromosomenzahl angibt, (acht statt zwölf), läßt er in der ersten Reifeteilung die Normalzahl vorhanden sein, während die zweite die Reduktion herbeiführen soll. Aus meinen Präparaten geht jedoch unzweifelhaft hervor, daß bereits in der Äquatorialplatte der ersten Reifespindel die reduzierte Zahl vorhanden ist.

3. Die Richtungskörper.

Die Abschnürung des ersten Richtungskörpers konnte ich mehrfach beobachten (Fig. 12). Dieser Vorgang vollzieht sich in gleicher Weise wie beim *Polystomum*. Der weit über die Oberfläche emporgewölbte Polkörper hängt schließlich nur noch mittels eines dünnen Stieles mit dem Ei zusammen (Fig. 15). Wie auch Schellenberg von *Distomum*

hepaticum erwähnt, tritt das Centrosom des peripheren Spindelpoles mit in den Richtungskörper ein (Fig. 14—18). Durch dasselbe läßt sich mit Sicherheit der erste Polkörper während der zweiten Reifeteilung von andern ihm ähnlich aussehenden Zellen, wie sie sich häufig im Uterus vorfinden, unterscheiden. Sicherlich teilt er sich gegen Ende der zweiten Reifeteilung; seine Durchschnürung konnte ich zwar nicht beobachten, da mir die betreffenden Stadien und demgemäß auch die Stadien der Ausstoßung des zweiten Polkörpers fehlen. Auf seine Teilung läßt sich aber daraus schließen, daß man erstens stets isolierte Chromosomen in ihm findet, und daß zweitens in allen reifen Eiern drei Richtungskörper vorhanden sind (Fig. 19, 23 u. 29). Die Abschnürung des zweiten Richtungskörpers konnte ich, wie gesagt, nicht beobachten. Sie wird aber in gleicher Weise wie die des ersten vor sich gehen. Nur dürfte er etwas kleiner sein, da er sich nicht noch einmal teilt, und die drei Richtungskörper der reifen Eier gleicher Größe sind. Von andern in den Uterus eingedrungenen Zellen, Nährzellen und Spermatogonien, unterscheiden sie sich einmal durch ihre längliche Form und dadurch, daß sie häufig dicht hintereinander in einer Reihe liegen. Sie sind im Gegensatz zum Verhalten bei andern Trematoden meist noch sehr lange zu erkennen, oft sogar bis in die ersten Furchungsstadien hinein.

III. Die Bildung der Vorkerne.

1. Bildung des Eikernes.

Nach der zweiten Reifeteilung bleiben im Ei sechs Chromosomen zurück, die dem kaum noch mit Strahlung versehenen, aber sehr scharf hervortretenden großen Eicentrosom dicht angelagert sind (Fig. 19). Da sich die zweite Reifespindel durch das ganze Ei erstreckte, so liegt das Centrosom mit den Chromosomen nahe dem vegetativen Pole des Eies. Telophasen der zweiten Reifeteilung lassen sich von denen der ersten an der Anwesenheit des Richtungskörpers unterscheiden. So beweist auf der Fig. 13 die durch das Centrosom und die isolierten Chromosomen sich als erster Polkörper dokumentierende Zelle, daß das Ei sich in einem Stadium zwischen der ersten und zweiten Reifeteilung befindet. Dagegen finden wir auf Fig. 19 die drei typischen Richtungskörper, so daß dieses also ein reifes Ei darstellt. Nunmehr beginnt der vom *Polystomum* her schon bekannte Prozeß der Karyomeritenbildung. Die Chromosomen beginnen zu verschieden gestalteten Körperchen aufzuquellen. Sie werden lockerer, umgeben sich mit hellen Höfen und rücken mehr und mehr auseinander (Fig. 21). Die einzelnen Höfe sind anfangs völlig getrennt

und absolut farblos. Ein Kernnetz ist hier auch bei Eosinfärbung nicht zu erkennen. Die Karyomeriten sind zuerst natürlich in der Sechszahl vorhanden, bald spalten sie jedoch kleinere Brocken ab, so daß ihre Zahl zu wachsen beginnt. Vor der Vereinigung der beiden Vorkerne findet man ihre Zahl gewöhnlich auf ungefähr zwölf angewachsen (Fig. 22, 23). Die Größenverhältnisse schwanken ebenso wie die Zahl. Immerhin besteht eine gewisse Beziehung zu der Größe der Chromosomen; etwa die Hälfte ist beträchtlich größer.

Im ersten Bildungsstadium färben sich die Karyomeriten nicht sehr stark (Fig. 21—23). Es sieht aus, als ob die Chromosomen in äußerst zahlreiche, sehr kleine Körnchen zerfallen wären, die viele winzig kleine Räume zwischen sich frei und darum farblos durchschimmern lassen. Sie haben ungefähr dasselbe Aussehen wie die schwarzen Centrosomen des unreifen Eies. Nachdem sie noch etwas herangewachsen sind, aber lange bevor sie die volle Größe erreicht haben, pflegt die Vereinigung der beiden Vorkerne stattzufinden. Es sollen darum, bevor ich in der Schilderung des Verhaltens der Karyomeriten fortfahre, zunächst die bei der Befruchtung sich abspielenden Vorgänge betrachtet werden.

2. Bildung des Samenkernes.

Die Befruchtung scheint meist stattzufinden, während das Ei noch im Ootyp liegt; man findet es nämlich hier sehr häufig von zahlreichen Spermatozoen umgeben, während im Uterus nur gelegentlich Samenfäden wahrzunehmen sind. Das Spermatozoon dringt in das unreife Ei ein, wenn die Chromosomenausbildung beginnt (Fig. 7). Im Bau gleicht es dem andrer Trematoden. Es hat einen sehr kleinen Kopf, der ohne ein deutlich abgesetztes Mittelstück in den Schwanzfaden übergeht. Die Stelle des Eindringens ist nicht fest bestimmt. Man findet den männlichen Vorkern während der Reifeteilungen stets seitlich von der Spindel nahe dem Rande gelegen: bald zwischen beiden Polen (Fig. 10, 11, 13), bald auch dem einen von ihnen sehr genähert (Fig. 9, 12, 15, 17 mehr oder weniger seitlich vom Eicentrosom; auf Fig. 14 und 16 dem animalen Pole genähert). Vor Ausbildung der ersten Reifespindel schwindet der Schwanzteil. Mit dem Kopf geht eine merkwürdige Veränderung vor sich: er zerfällt nämlich in seine Chromosomen, ein Vorgang, der von Goldschmidt bei *Polystomum* entdeckt wurde und der allen Trematoden zuzukommen scheint. Die Spermachromosomen liegen während beider Reifeteilungen nahe der Eioberfläche im Plasma innerhalb eines kleinen ovalen Hofes, der aber keineswegs scharf begrenzt ist (außer Fig. 9—17, die stärker vergrößerte Fig. 20). Sie sind äußerst klein und dünn, und

da sie sich zumeist nur schwach färben, können sie leicht übersehen werden. An günstigen Präparaten kann man jedoch sowohl ihre Zahl, als auch ihren Bau genau feststellen. Es sind stets sechs Stück, die ebenso wie die Eichromosomen verschiedener Größe sind. Außerdem ist auch ihre Zusammensetzung aus kleinen, hintereinander gereihten Körnchen deutlich wahrzunehmen. Bis die Reifeteilungen abgelaufen sind, bleibt der Spermakern ohne jede Veränderung am Rande der Eizelle liegen, um dann, wenn die Chromosomen des Eikernes sich in Karyomeriten umzuwandeln beginnen, ganz die gleiche Umbildung durchzumachen. Seine Chromosomen quellen in derselben Weise auf. Anfangs liegen sie noch nahe beisammen und sind noch ziemlich chromosomenähnlich (Fig. 21). Bald jedoch werden sie größer, umgeben sich mit hellen, völlig voneinander getrennten Höfen und rücken weiter auseinander. Dabei vermehrt sich ebenfalls ihre Zahl durch Absplitterung. So finden sich auf der Fig. 22 zehn Stück, auf dem etwas älteren Stadium der Fig. 23 etwa 12—13 Karyomeriten, welche ähnliche Größenunterschiede aufweisen wie die des Eikernes. Auch Form und Färbung ist die gleiche. Das Wachstum der beiden Vorkerne hält ungefähr gleichen Schritt, doch pflegt meist der Eikern um eine Kleinigkeit voraus zu sein. Wenn der männliche Vorkern den weiblichen berührt, bestehen beide aus etwa zwölf ungleich großen, noch etwas körnig gefärbten Karyomeriten von unregelmäßiger Form. Jeder liegt innerhalb eines hellen, noch völlig strukturlosen Hofes. Nunmehr muß eine Verschmelzung von Karyomeriten stattfinden, denn alle späteren Stadien weisen nur noch ganz ausnahmsweise mehr als zwölf Karyomeriten auf. Auf Fig. 25 sieht man zum ersten Mal nur noch zwölf Karyomeriten. Sie gleichen denen der Fig. 24 noch ziemlich, doch scheinen die bisher isolierten Höfe nunmehr miteinander zu verschmelzen und sich zugleich mittels einer Membran schärfer gegen das Plasma abzusetzen. Wie diese Verschmelzung der Karyomeriten vor sich geht, konnte ich nicht feststellen; möglich, daß je ein männlicher Karyomerit sich mit einem weiblichen vereinigt, möglich jedoch auch, daß innerhalb jedes Vorkernes die Verschmelzung stattfindet oder überhaupt keine Regel herrscht. Ausnahmsweise ist jedoch, wie auch schon Goldschmidt beobachtete, die Zahl der Karyomeriten eine wesentlich höhere (bis über 20). Vielleicht hat hier der Verschmelzungsprozeß nicht stattgefunden — oder es könnte auch eine abnorme Polyspermie vorliegen, wie es mir bei dem Ei der Fig. 26 der Fall zu sein scheint. Hier hat entschieden die Verschmelzung der beiden Vorkerne stattgefunden. Es sind etwa zwölf Karyomeriten (auf dem Schnitt nur vier getroffen), außer diesen aber noch ein Bläschen vorhanden, in

welchem sechs chromosomenartige Stäbchen deutlich zu erkennen sind, so daß hierin ein zweiter Spermakern vermutet werden könnte. Wenn sich dessen Chromosomen noch in Karyomeriten umwandeln, erhält man natürlich eine abnorm höhere Zahl.

Was schließlich Kathariners Angaben und Bilder dieser Stadien, seine Fig. 9 und 10, betrifft, so kann ich nur sagen, daß ich sie mit meinen Befunden absolut nicht in Einklang bringen kann. Goldschmidt stellt übrigens die Vorgänge bei der Bildung der Vorkerne des *Polystomum* in etwas andrer Weise dar. Wie ich schon bei der Besprechung der Umwandlungen des Nucleolus im unreifen Ei erwähnt habe, können die auf Fig. 4 und 8 Goldschmidts abgebildeten männlichen Elemente nicht solche darstellen, denn zweifellos befinden sich diese Eier bereits in einem Stadium nach der Verschmelzung der beiden Geschlechtskerne. Vermutlich zerfällt der Spermakopf gleich nach dem Eindringen während der Ausbildung der ersten Reifespindel in seine Chromosomen, wie es Goldschmidt auch bei *Zoogonus* gefunden hat. Im weiteren Verlaufe aber verhalten sich die Chromosomen des Samen- und Eikernes etwas anders als nach meiner Schilderung. Sie zerfallen nämlich in kleine chromatische Kügelchen, welche auf blaß gefärbten, als Plastin gedeuteten Zügen liegen. Die Chromatinkörnchen rücken dann weiter auseinander, bleiben jedoch stets noch durch die Plastinzüge paarweise miteinander in Verbindung. Schließlich geht aus dem Plastin ein Gerüst hervor, in dessen Knotenpunkten die Chromatinkügelchen liegen. Hierauf schwinden bald die Plastinzüge, und die inzwischen angewachsenen Karyomeriten werden von hellen Höfen umgeben, welche miteinander in Verbindung stehen. Sie gleichen jetzt völlig den Karyomeriten von *Gyrodactylus*, wie ich sie auf den Stadien kurz nach der Vereinigung der beiden Vorkerne abgebildet habe (Fig. 24). Bei *Polystomum* findet also anfangs eine Trennung der beiden Chromosomenbestandteile, des Chromatins und des Plastins, statt. Da letzteres dann etwas später wieder in die Chromatinkügelchen einbezogen wird, so besteht zu dem Verhalten der Karyomeriten bei *Gyrodactylus* kein prinzipieller Unterschied.

Nach ihrer Vereinigung kann man die beiden Geschlechtskerne, wenigstens mit Sicherheit, nicht mehr unterscheiden. Wir können deshalb das weitere Verhalten der männlichen und weiblichen Karyomeriten nunmehr gemeinsam besprechen.

3. Der Furchungskern.

Jetzt setzt nun ein intensives Wachstum der Karyomeriten ein. Sicherlich wird dies durch Flüssigkeitsaufnahme aus dem Plasma bewirkt,

worauf einerseits die hellen Höfe hinweisen, wie schon von Goldschmidt vermutet wird, und ferner der Umstand, daß der Inhalt der Karyomeriten nunmehr vollkommen flüssig geworden sein muß; denn die Karyomeriten sind aus der bisher unregelmäßigen Gestalt in die reine Kugelform übergegangen (Fig. 26ff.). Diese physikalische Umwandlung deutet sich färberisch dadurch an, daß die Karyomeriten sich völlig homogen und sehr intensiv färben. Die anfangs noch kleinen hellen Höfe haben dabei natürlich auch sehr an Umfang zugenommen. Sie stehen jetzt sämtlich, mehr oder weniger breit, miteinander in Verbindung und sind von einer deutlichen, einheitlichen Kernmembran gegen das Plasma scharf abgegrenzt. Zu dieser Zeit erst wird in ihrem Innern ein deutliches völlig achromatisches Kernnetz sichtbar. Der ganze Kern stellt ein ungemein gelapptes Gebilde vor, welches den größten Teil des Eies erfüllt. Bei einer Schnittdicke von 5 μ erstreckt sich der Kern stets über vier bis fünf Schnitte, so daß ein einzelner Schnitt von dem wirklichen Aussehen keine rechte Vorstellung geben kann, eine Kombination aller Schnitte das Bild aber ganz unübersichtlich machen würde. Ich habe daher auf keinem Bilde sämtliche Karyomeriten zur Darstellung gebracht, sondern meist nur zwei Schnitte miteinander kombiniert. Außer dem Wachstum durch Flüssigkeitsaufnahme findet auch noch eine Vergrößerung durch Verschmelzung von Karyomeriten statt. Darauf weist einmal die mit dem ferneren Wachstum konstante Abnahme in der Zahl hin, welche mit dem Auftreten von sehr großen Karyomeriten (Fig. 28) Hand in Hand geht. Andrerseits gelang es mir auch, allerdings nur ein einziges Mal, den Moment der Vereinigung im Präparat zu erhalten (Fig. 27). Daß man diesen so regelmäßig in Ei- und Furchungszellen stattfindenden und darum eigentlich so häufigen Prozeß so selten beobachten kann, wird dadurch verständlich, daß es sich um die Vereinigung zweier Flüssigkeitstropfen handelt, welche naturgemäß momentan vor sich geht. Die Herabminderung der Zahl geht meist bis auf etwa sechs vor sich. Halkin stellte ebenfalls mit dem Wachstum eine Abnahme der Zahl fest, während Goldschmidt das gesetzmäßige dieses Vorganges nicht recht erkennen konnte. Jörgensen (1913) glaubt, daß alle Nucleolen durch Aufnahme gelöster Stoffe wachsen: »Eine Verschmelzung mehrerer kleinerer zu wenigen größeren Nucleolen wurde nur in seltenen Fällen beobachtet.«

IV. Die erste Furchung.

1. Die Ausbildung der Chromosomen.

Mit den eben geschilderten Vorgängen haben die Karyomeriten den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreicht. Die sich daran anschließenden

Erscheinungen führen zu ihrer Auflösung, welche mit der Chromosomenausbildung Hand in Hand geht. In den herangewachsenen Karyomeriten treten bald Vacuolen auf, oft eine ganze Menge kleinerer, aber auch eine größere, welche von einigen kleineren umgeben wird (Fig. 27, 28 u. 29). Es scheint jetzt der umgekehrte Prozeß stattzufinden: Durch die Vacuolen wird Flüssigkeit aus den Karyomeriten ausgeschieden; dadurch wird die »Chromatinlösung« konzentrierter, und schließlich beginnt das Chromatin wieder körnig auszufallen. Daß die Karyomeriten jetzt nicht mehr Flüssigkeitstropfen darstellen, dokumentiert sich wieder dadurch, daß die Kugelform allmählich aufgegeben wird. Zugleich findet auch eine allmähliche Abnahme der chromatischen Tingierbarkeit statt. Auf Fig. 28 zeigen die beiden großen Karyomeriten, welche offenbar durch Verschmelzung von je zwei Stück entstanden sind, diesen Prozeß sehr deutlich; ein Teil ist völlig achromatisch durch starke Vacuolisation schaumig erscheinend, während der chromatische Teil wie angefressen aussieht. Der eine von ihnen besitzt zwei kappenförmige stark tingierte Abschnitte. Ich glaube, es liegt auch hier wieder der gleiche Prozeß der Reaktionsumkehr wie beim Nucleolus des unreifen Eies vor, denn nach und nach wird jeder Karyomerit für Kernfarben völlig unempfänglich und färbt sich nur mit Plasmafarben. Die Vacuolen sind dann auch geschwunden und er stellt schließlich nur noch eine breite, plasmaähnliche, nicht scharf begrenzte Masse dar, welche höchstens noch an einigen Stellen schwach chromatisch ist. Innerhalb dieser Massen lassen sich nunmehr auf einigen Bildern aus hintereinandergereihten Körnchen bestehende schwarz tingierte Chromosomen erkennen. Ich muß hier auf Bilder nach der ersten Furchung verweisen, welche aber genau die gleichen Verhältnisse wie die vom reifen Ei dargestellten zeigen, so daß sie ohne jedes Bedenken zur Ergänzung herangezogen werden dürfen. Daß das auf Fig. 35 abgebildete Chromosom wirklich innerhalb des aufgelösten Karyomeriten gelegen ist, beweist sehr deutlich eine das Chromosom umgebende Vacuole, sowie die Tatsache, daß die über dem Chromosom gelegene Hälfte des Karyomeriten im vorhergehenden Schnitte gelegen ist. Ähnlich sind die Bilder der Fig. 33 und 34. Die Chromosomen gelangen dann ins Kernnetz. Die schon oben bei der Ausbildung der Reifechromosomen ausgesprochene Vermutung, daß dieser Vorgang einer Einwirkung des Centrosoms zuzuschreiben ist, machen Bilder wie Fig. 30, 36 und 37 wahrscheinlich, wo die Mehrzahl der Chromosomen bereits ausgebildet ist und alle gegen das schon ziemlich stark strahlende Centrosom gerichtet sind. Hinzuzufügen ist noch, daß niemals alle Karyomeriten zu gleicher Zeit diesen Auflösungsprozeß durchmachen, immer beginnt er bei einigen größeren zuerst.

Manche Bilder lassen allerdings die eben gegebene Schilderung der Entstehung der Furchungschromosomen wieder zweifelhaft erscheinen. Zum mindesten verlangen sie noch eine besondere Erklärung. Man findet nämlich nicht selten schon die Mehrzahl der Chromosomen als körnige Fäden im Kernnetz liegen, außer ihnen aber eine große Anzahl (bis zu acht) erst mit Vacuolen versehener, sonst aber noch völlig unaufgelöster schwarzer Karyomeriten. Wir hatten gesehen, daß durch Verschmelzung die Zahl der Karyomeriten in der Regel bis auf sechs gesunken ist, wenn die Auflösung an einem der größeren von ihnen ihren Anfang nimmt. Da in der Äquatorialplatte von den Furchungsspindeln sich zwölf Chromosomen befinden, so könnte man wohl annehmen, daß aus jedem Karyomerit zwei Chromosomen hervorgehen. Goldschmidt konnte bei *Polystomum* über die Beziehungen zwischen den Zahlen der Karyomeriten und denen der Chromosomen keine Klarheit gewinnen. Er fand im Spermakern acht Stück paarweis angeordnet und einen centralen großen neunten, welchen er als Centrosom deutet. Da die Normalzahl der Chromosomen für *Polystomum* acht beträgt, mithin im Spermakern vier vorhanden sein müssen, so könnte jedes Paar Karyomeriten einem Chromosom entsprechen. Für den Eikern fand er jedoch diese Beziehung nicht bestätigt, da die Zahl der Karyomeriten hier erheblich größer war. Da Goldschmidt die Stadien, in welchen eine Vereinigung der beiden Vorkerne stattgefunden hat, irrtümlich als einen Zerfall vom Nucleolus des unreifen Eies in Karyomeriten gedeutet hat, so ist er auch auf die stattfindende Zahlenverminderung nicht aufmerksam geworden; Halkin berichtet dagegen davon. Die weiteren Prozesse der Karyomeritenauflösung und der Chromosomenausbildung konnten jedoch beide Autoren nicht genau verfolgen[1]).

Ich hatte vorhin gesagt, daß man bei *Gyrodactylus* aus den Zahlenverhältnissen schließen könne, daß aus einem Karyomerit zwei Chromosomen hervorgehen. Bilder aber, wo erst ein bis zwei Karyomeriten aufgelöst, dagegen noch viele ziemlich unveränderte Wachstumskaryomeriten vorhanden sind und dennoch die Mehrzahl der Chromosomen (wenn nicht alle) sicherlich schon ausgebildet ist, machen es wahrscheinlich, daß aus den aufgelösten Karyomeriten viele Chromosomen ihren Ursprung genommen haben. Eine Bestätigung hierfür liefern die Fig. 35 und 36, die zwei aufeinanderfolgende Schnitte einer Furchungszelle darstellen. Es sind wohl schon alle zwölf Chromosomen ausgebildet, außer ihnen aber noch sieben unaufgelöste Karyomeriten vorhanden. Erst ein einziger

[1]) Goldschmidt neigt übrigens jetzt zu der Annahme, daß auch *Polystomum* zwölf Chromosomen besitzt. Bei den großen Schwierigkeiten, die dieses Objekt der Fixierung bietet, hält er einen Zählungsfehler seinerseits für nicht unwahrscheinlich.

Karyomerit ist aufgelöst und in ihm liegt noch ein Chromosom im Begriffe herauszukommen. Es scheinen also die Chromosomen nur in den ein- bis zwei größten Karyomeriten vorhanden zu sein, während das Material der übrigen erst sekundär zur Ernährung der Chromosomen zu dienen scheint. Auf letzteres weist der Umstand hin, daß man nicht selten die Chromosomenfäden mit einem Ende nahe dem noch unaufgelösten Karyomeriten findet. Sie stehen aber wohl niemals mit ihnen direkt in Verbindung, wie es Goldschmidt verschiedentlich abbildet.

Wann hat nun diese Trennung der Karyomeriten in solche mit und ohne Chromosomeneinheiten stattgefunden, da doch sicherlich anfangs aus jedem Chromosom ein Karyomerit hervorgegangen ist? Gleich nach der ersten Umbildung der Chromosomen des Ei- und Samenkernes in Karyomeriten fand durch Teilung ungefähr eine Verdoppelung statt; dabei muß wohl in beiden Vorkernen die Sonderung stattgefunden haben. Die bei der Vereinigung der Geschlechtskerne und die späterhin noch stattfindenden Verschmelzungen von Karyomeriten sammeln vermutlich alle chromosomhaltigen Teile in einigen wenigen großen Karyomeriten, aus welchen sie hernach wieder hervorgehen, während die übrigen gewöhnliche Nucleolen darstellen würden. Was die Ausbildung der Chromosomen anbetrifft, so glaubt Kathariner ebenso wie Janicki, daß das Chromatin in Körnchenform aus den Nucleolen in den Kern übertritt, ein Vorgang, der mit dem gänzlichen Verschwinden der Nucleolen abschließt. Nach Auflösung der Kernmembran sollen dann diese Körnchen ins Plasma gelangen und hier erst Chromosomen daraus entstehen. Letzteres ist gänzlich falsch: Schon vor der Auflösung der Kernmembran sind die Chromosomen vorhanden, Bilder aber, wie sie Kathariner gibt in seiner Fig. 20 und 21, wo alle Nucleolen aufgelöst und ihr Chromatin als Körnchen im Kernraum verteilt sein soll, halte ich für Artefakte. Auf solchen Stadien finde ich stets sehr deutliche, aus aneinandergereihten Körnchen bestehende Chromosomenfäden.

Die Bildung des Befruchtungskernes sowie jedes Teilungskernes aus einzelnen Bläschen (Karyomeren) scheint ein sehr weit verbreiteter Vorgang zu sein. Er ist seit Bütschli (1876) häufig beschrieben worden. Über die Entstehung dieser Karyomeren gibt neuerdings Vejdovsky (1907) eine eingehende Schilderung. Nach ihm besteht der helle Hof, welcher bei *Polystomum* und *Gyrodactylus* die jungen Karyomeriten umgibt, aus einer gallertigen Masse, welche aus der achromatischen Substanz der Chromosomen hervorgegangen sein soll. Die Chromosomen liegen anfangs noch deutlich erkennbar in dem Hof; dann jedoch läßt ihre chromatische Färbbarkeit allmählich nach, und sie werden zu ver-

längerten undeutlichen Fäden, welche auf ihrer Oberfläche chromatische Tröpfchen ausscheiden: die Nucleolen. Er glaubt nun, daß auch bei *Polystomum* und *Gyrodactylus* die gleichen Vorgänge stattfinden, daß also die Karyomeriten nichts weiter als von den Chromosomen ausgeschiedene Nucleolen darstellen. Er ist der Meinung, daß die diesbezüglichen »ersten Bildungsstadien der Karyomeren nicht zur Beobachtung kamen, sondern erst nach sehr weit vorgeschrittener Differenzierung der chromatischen Substanzen und des Plastins mit Nucleolen«. Dem gegenüber kann man wohl sagen, daß die außerordentlich starke Entwicklung der nucleolenartigen Gebilde bei *Polystomum* und *Gyrodactylus* es auch wahlrscheinlich macht, daß sie nicht die gleiche Entwicklung genommen haben können, wie sie Vejdovsky für Anneliden angibt. Diese riesigen Gebilde als Abscheidungen winziger Chromosomen anzusehen, ist an und für sich schon wenig einleuchtend; zudem habe ich oben auseinandergesetzt, daß die jungen Karyomeriten keine Flüssigkeitströpfchen darstellen, sondern aus einer noch zäheren Masse wie die Chromosomen selbst bestehen und erst bei zunehmender Größe reine Flüssigkeitstropfen werden, wie durch die homogene intensive Färbung und besonders die nunmehr erst vorhandene volle Kugelgestalt bewiesen wird.

Ich glaube, es ist überhaupt unmöglich, alles das, was als Nucleolen beschrieben wurde, unter einen Hut zu bringen. Eine ausgezeichnete Übersicht über die jetzt herrschenden Ansichten betreffs der Bedeutung der Nucleolen gibt Jörgensen (1913), worauf ich hier verweisen möchte. Seiner Kritik kann keine einzige standhalten, weder Strasburgers Ansicht von der kinoplasmatischen Natur der Nucleolen noch Häckers Kernsekrettheorie, noch die Anschauung, daß ihr Material mit zur Ausbildung der Chromosomen verwandt wird, oder die noch weitergehende, in dieser Arbeit vertretene Auffassung, daß die Chromosomen in den Nucleolen selbst enthalten sind. Allein auch Jörgensen vermag keine neue positive einheitliche Theorie über die Funktion des Nucleolus aufzustellen, indem er zugeben muß, daß der große Tatsachenkomplex eine exakte Vorstellung über die Funktion der Nucleolarsubstanzen sehr erschwert. Wenn er nun sagt: »Dabei bin ich persönlich davon überzeugt, daß die Nucleolen in den Eiern verschiedener Tiere auch eine ganz verschiedene chemische Zusammensetzung haben und daher überhaupt nicht miteinander zu vergleichen sind,« so spricht er schon selbst aus, daß an eine einheitliche Lösung der Nucleolenfrage nicht gedacht werden kann, und daß aus dem Umstande, daß eine der bestehenden Theorien nicht für alle Fälle gültig ist, ihre völlige Ungültigkeit nicht abzuleiten ist.

2. Herkunft der Centrosomen der ersten Furchungsspindel.

Schon bei der Besprechung der Ausbildung des männlichen Vorkernes hatte ich darauf hingewiesen, daß auf keinem Stadium etwas Centrosomenähnliches, oder auch nur die geringste Spur einer Strahlung an ihm wahrzunehmen ist. Wird es dadurch schon unwahrscheinlich, daß das Centrosom der ersten Furchungsspindel vom Spermakern stammen kann, so macht das merkwürdige Verhalten des Eicentrosoms diese Auffassung wohl ganz unmöglich. Die überaus großen und vom Plasma außerordentlich scharf abgesetzten Centrosomen, wie sie bei *Gyrodactylus* während der Reifeteilungen auftreten, machen die Eier dieses Tieres zur Beurteilung dieser Frage zu einem besonders günstigen Objekte[1]). Nach Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers findet sich, da die Spindel durchs ganze Ei geht, nahe dem vegetativen Pole das große Eicentrosom mit den dicht anliegenden Chromosomen des Eikernes (Fig. 19). Obwohl die Strahlung völlig aufgehört hat, unterscheidet es sich dennoch durch sein homogenes, mit Eosin sich intensiv färbendes Centroplasma scharf von dem körnigen Protoplasma des Eies. Während der nun einsetzenden Karyomeritenbildung bleibt es beständig deutlich sichtbar. Als einziger Unterschied macht sich eine vom Rande aus nach dem Innern zunehmende dunkle Färbung und Hand in Hand damit ein Nachlassen in der Größe bemerkbar (Fig. 21—24). Daß das Centriol während dieser Stadien nicht deutlich nachzuweisen ist, hat wohl keine Bedeutung, da ja die Darstellung dieses Gebildes immer etwas schwankend ist. Auf einigen Bildern sind jedoch der helle Hof und das Centriol schwach zu erkennen (Fig. 22, 23). Durch das Centrosom ist der Eikern bis zur Vereinigung der beiden Vorkerne mit absoluter Sicherheit zu erkennen. Sind beide Geschlechtskerne verschmolzen, so ist es auch dann noch vorhanden und von gleichem Aussehen (Fig. 24). Auf dem nächsten Stadium, wo die zuvor über 20 betragende Zahl der Karyomeriten auf zwölf sich vermindert hat, erkennt man mit großer Deutlichkeit, daß innerhalb des alten Centrosoms das Centriol sich geteilt hat und an die Längspole der Ellipse auseinandergerückt ist (Fig. 25). Es ist wohl ziemlich sicher, daß dann die völlige Durchschnürung des alten Centrosoms stattfindet. Den Beweis dafür liefert das nächste Bild (Fig. 26). Am selben Eipol liegen zwei kugelige, körnig gefärbte chromatische Gebilde von genau demselben Bau, gleicher Größe und Färbung, wie die

[1]) Allerdings sei darauf hingewiesen, daß man bei *Gyrodactylus* seiner biologischen Eigentümlichkeiten wegen auf Experimente, dieses so wichtige Hilfsmittel wissenschaftlicher Erkenntnis, verzichten muß.

inaktiven Centrosomen des unreifen Eies. Über ihre wirkliche Centrosomennatur kann kein Zweifel bestehen. Auf einem nächsten Stadium, welches durch die beginnende Auflösung der Karyomeriten als älter zu erkennen ist, finden wir die Centrosomen polständig gegenüber stehen (Fig. 29). Hierauf beginnt Hand in Hand mit der Chromosomenausbildung genau der gleiche Prozeß des Wachstums und der Entfärbung mit dem Auftreten der Strahlung, wie ich ihn bereits bei der Ausbildung der ersten Reifespindel ausführlich geschildert habe. Die schließlich daraus hervorgehenden Centrosomen der ersten Furchungsspindel haben genau das gleiche Aussehen wie die der Reifeteilungen, wie auch Schellenberg bei *Distomum hepaticum* betont. Einen weiteren Beweis gibt uns ferner das Verhalten der Centrosomen in allen Furchungszellen. In der Telophase werden regelmäßig die Centrosomen vom Rande her schwarz, indem ihre Größe auch etwas abnimmt. Während dieser Vorgänge beginnt stets die Karyomeritenbildung. Teilung des Centriols konnte ich zwar nicht wieder auffinden; was jedoch nicht von Bedeutung ist, da ich nicht allzuviel Furchungszellen daraufhin untersucht habe. Dagegen erst wenig auseinandergerückte schwarze Centrosomen konnte ich noch ein paarmal beobachten, z. B. Fig. 38. Die Teilung findet auch hier immer erst statt, wenn die Karyomeriten in die Kugelform übergehen. Polständige, schwarze und in allen Stadien der Umbildung begriffene, konnte ich dagegen zahlreich beobachten.

Aus dieser Schilderung geht wohl zur Genüge hervor, daß bei *Gyrodactylus* nicht nur das Centriol erhalten bleibt, sondern auch das Centroplasma, so daß also ein echtes Centrosom im Sinne Boveris vorliegt.

Es kommt mir natürlich nicht zu, die schier unermeßliche Literatur über die Frage nach der Herkunft der Teilungscentren der ersten Furchungsspindel, diesen seit jeher so strittigen Punkt der modernen Cytologie auf Grund eines einzigen Befundes einer eingehenden Kritik zu unterziehen. Ich kann dies um so eher unterlassen, als es bereits von Kostanecki (1906) geschehen ist, und ich dort Gesagtes nur wiederholen könnte. Lediglich soll nur das berücksichtigt werden, was zur Stütze meiner Befunde Kostaneckis Ansichten gegenüber dienen kann.

Bekanntlich vertritt eine große Zahl der Forscher den Standpunkt Boveris, wonach das Centrosom der ersten Furchung immer vom Spermakern abstammen soll. Eine gewisse Schwierigkeit des exakten Beweises hierfür ergibt sich in den Fällen, wo die Strahlung des Spermakernes für eine Zeit lang schwindet, um erst nach der Vereinigung der beiden Vorkerne wieder aufzutreten. Solchen Fällen geben denn auch einige Forscher eine andere Deutung: Entweder stammen die Centro-

somen und Strahlungen vom alten Oocentrum (Wheeler 1897) oder sie sind überhaupt Neubildungen (Lillie 1898)[1]). Wenn das Eicentrosom samt seiner Strahlung ebenfalls geschwunden ist, ist letztere Erklärung besonders naheliegend. Zur Gewißheit wird sie wohl bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Insekten; denn da in Reifeteilungen von Insekten bisher niemals ein Centrosom oder Centriol nachgewiesen wurde, bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern (z. B. Drohneneiern, Nachtsheim 1913) mit dem Fehlen der Befruchtung auch kein Spermacentrosom vorhanden sein kann, so ist eine Entstehung »de novo« sicherlich das Nächstliegendste. Die andre Möglichkeit, die Abstammung vom Eicentrosom, wie sie nach meinen Befunden bei *Gyrodactylus* verwirklicht zu sein scheint, wurde bisher eigentlich nur von Wheeler (1895 und 1897) bei *Myzostoma* nachgewiesen. Freilich kam Kostanecki (1906) bei der Nachprüfung der Wheelerschen Befunde zu einem andern Resultat. Nach ihm stammt auch hier das Furchungscentrosom vom Spermakern ab. Es gelang ihm am Samenkern während seiner Wanderung zum Eikern eine einfache oder doppelte Strahlung nachzuweisen, während Wheeler nichts Derartiges gesehen hat. Freilich schwindet sie wieder, aber auch das Eicentrosom und seine Strahlung, die hier nur ausnahmsweise sehr lang erhalten geblieben seien, sollen schließlich schwinden, bzw. völlig zugrunde gehen. Nach der Vereinigung der beiden Vorkerne sollen dann Centrosomen und Strahlungen genau an der Stelle auftreten, wo die anfangs vorhandenen Spermastrahlungen geschwunden waren. Hören wir noch, wie Kostanecki selbst seinen Standpunkt formuliert: »Wenn nun nach Annäherung der beiden Geschlechtskerne plötzlich zwischen ihnen eine Strahlungsfigur mit Centrosomen erscheint, so könnte dieselbe von zweierlei Herkunft sein: Entweder ist sie die zeitweise unterdrückte Strahlung des Eikernes und sein Centrosoma, die aber, dies muß betont werden, von neuem in Aktion treten müssen, da ich ihren Fortbestand bis dahin entschieden in Abrede stellen muß, oder aber sie können von Samenfäden eingeführt sein, nur daß sie bis dahin latent waren.«

Schauen wir aber zuerst nach, was die Untersucher andrer Trematodenformen über diesen Punkt berichten. Katharíners Angaben vom *Gyrodactylus* sind recht dürftig. Auf seiner Fig. 9 zeichnet er an den als männlichen Vorkern bezeichneten zwei Karyomeriten zwei kleine Körnchen ab, die er als geteiltes Centriol des Spermakerns ansieht. Da aber seine ganze

[1]) Fols (1891) bekannte «Quadrille des centres», wonach je ein Centrosom des Spermakerns mit einem des Eikernes verschmelzen soll, ist wohl nirgends verwirklicht.

Darstellung der Entstehung der Vorkerne absolut ungenau ist, so ist auch dieser Beobachtung bzw. ihrer Deutung — es sind wohl ebenfalls Karyomeriten, nur sehr viel kleinere — kein Wert beizulegen, zumal auf dem älteren Stadium der Fig. 10 nichts mehr davon zu sehen ist. Die erste Furchung sah er überhaupt nicht und die Umwandlung des Centrosoms fiel ihm ebenfalls nicht auf. Goldschmidt nahm bei *Polystomum* am Samenkern auch keine Strahlung wahr. In einem Karyomeriten, welcher sich durch seine Größe und centrale Lage von den acht andern paarweise angeordneten zu unterscheiden schien, vermutet er freilich das Centrosom. Wie er ausdrücklich betont, kann er diese Vermutung nicht beweisen; da sein Material zur Darstellung der achromatischen Strukturen während der Reifeteilungen sich wenig günstig erwies, so wird es wahrscheinlich, daß sich *Polystomum* vielleicht ähnlich wie *Gyrodactylus* verhält. Halkin, dessen *Polystomum*-Material in dieser Hinsicht entschieden günstiger war, vermutet allerdings, daß es vom Spermakern abstammt, betont jedoch ebenfalls, daß er keine positive Beobachtung dafür hat machen können. Da er nach den Reifeteilungen gleichfalls nichts mehr vom Eicentrosom gesehen hat, so bleibt es immerhin zweifelhaft, ob das auf seiner Fig. 21 und 22 gezeichnete schwarze Gebilde, das »corpuscule centrale« ist. In Analogie mit *Gyrodactylus* müßte auf diesem Stadium am Gegenpol ein gleiches Gebilde vorhanden sein, wovon er jedoch nichts erwähnt. Wie daraus das aktive Centrosom wird, hat er übrigens auch nicht beobachtet.

Bei *Zoogonus* trifft Goldschmidt bei seiner ersten Untersuchung (1905) noch keine Entscheidung. Das Centrosom tritt erst nach Vereinigung der Vorkerne schon geteilt in der Kopulationsebene auf, so daß sich über seine Herkunft nichts aussagen läßt. Bei seiner nochmaligen Untersuchung (1909) bildet er in einem einzigen Falle ein Spermacentrosom ab. Dagegen stimmt seine Beschreibung der Teilung des Centrosoms in Furchungszellen und die weitere Ausbildung völlig mit meiner Schilderung überein. Er sagt darüber: »In den Furchungszellen beginnen die Centrosomen auf dem Stadium der Tochterplatten wie ja auch bei andern Objekten sich bereits für den folgenden Teilungsschritt zu teilen. Das große, kugelige Centrosom streckt sich in die Länge, während im Innern das Centriol sich geteilt hat, im abgebildeten Fall die beiden Körnchen noch durch ein feines Fädchen verbunden sind. Während sich der Ruhekern ausbildet, rücken die beiden neuen Centrosomen, also beide in Form der großen kugeligen Centrosomen Boveris an gegenüberliegende Punkte des Kernes, und bleiben hier während der Zellruhe liegen (Fig. 31 nach einem schwach extrahierten Präparat). So wie hier abgebildet findet

man stets die Centrosomen ohne eine Spur von Strahlung oder Sphärensubstanz zwischen zwei Teilschritten dem ruhenden Kern anliegend. Dies paßt aber nur zu Boveris Centrosomenbegriff.«

In der gleichen Weise vollzieht sich bei *Gyrodactylus* während der Kopulation der Vorkerne die Teilung des Eicentrosoms und das Auseinanderrücken der großen schwarzen, kugeligen Teilstücke. Man vergleiche nur meine Fig. 25 mit Goldschmidts Fig. 32.

Für *Fasciola hepatica* liegen auch keine sicheren Angaben vor. Henneguy und Schellenberg sahen weder Centrosom noch Strahlung am Spermakern. Schubmann will allerdings am Samenkopf zwei kleine, als Centrosomen gedeutete Kügelchen gesehen haben; sie sollen stets in der Nähe des Spermakerns bleiben, während er gegen den weiblichen Vorkern vorrückt. Wenn der männliche Vorkern bläschenförmig geworden ist, sollen sich beide Kügelchen mit einer Strahlung umgeben. Er sagt dann: »Es kann somit wohl kaum gezweifelt werden daran, daß die beschriebenen Kügelchen als Centrosomen zu betrachten sind, die von den eingedrungenen Spermatozoen abstammen. Wir haben in der Oocyte somit den ruhenden weiblichen und männlichen Vorkern, letzterer kenntlich durch das anliegende Centrosomenpaar.« Mir scheinen für diese Interpretation die entscheidenden Stadien in seinen Zeichnungen zu fehlen. Nach meinem Dafürhalten ist das in seiner Fig. 32 abgebildete Centrosom das Eicentrosom mit geteiltem Centriol, dieser Vorkern also nicht, wie Schubmann es tut, als männlich, sondern als weiblich zu bezeichnen. Zu dieser Umdeutung fühle ich mich um so mehr berechtigt, als Schellenberg sich folgendermaßen äußert: »Jedenfalls zeigen meine Bilder, daß bei Ausbildung der Vorkerne deutlich zwei Centrosomen von der alten Form der Reifungscentrosomen vorhanden sind (Fig. 57 ist etwas überfärbt), ob aus dem restlichen Reifungscentrosom oder neu aus dem Spermakern entstanden, darüber geben meine Präparate keinen Aufschluß.«

Sicheres hat sich also bei keinem andern Trematoden bisher nachweisen lassen. Es scheint mir jedoch nicht ausgeschlossen, daß bei einer neuerlichen Untersuchung, vielleicht durch geeignetere Fixierung und Färbung, bestimmtere Resultate sich erzielen lassen, und daß diese den bei *Gyrodactylus* beschriebenen gleichen würden.

Entschieden stellt das Erhaltenbleiben des Ovocentrums den einfachsten Modus dar. Ein solches Verhalten paßt aber auch sehr gut zu andern Merkmalen niederer Organisation in der Cytologie der Trematoden: so sind allen die das ganze Ei durchziehenden Richtungsspindeln gemeinsam, ferner das Zerfallen des Spermakopfes in seine Chromosomen und die Bildung der Karyomeriten.

Den ähnlich lautenden Angaben Wheelers für *Myzostoma* suchte Kostanecki vor allem dadurch den Boden zu entziehen, daß er erklärte, es läge nur ein außergewöhnlich langes Erhaltenbleiben des Eicentrosoms vor. Schließlich ginge es aber doch zugrunde. Solche erst spät schwindenden Eicentrosomen sind allerdings mehrfach beobachtet, so von Korschelt (1895) ausnahmsweise bei *Ophryotrocha*; Kostanecki beschreibt sogar noch Teilung des am Eikern verbliebenen Centriols, so bei *Physa fontinalis*, *Myzostoma*, *Cerebratulus*, *Mactra*, Griffin bei *Zirphea* und *Thallassema*, aber bei allen geht es doch schließlich zugrunde, die Strahlung schwindet und das Centriol ist nicht mehr zu unterscheiden. Dem gegenüber betont schon van der Stricht, daß der Schwund der Strahlung nur das Auffinden der Centriolen unmöglich macht, nicht aber ihr Verschwinden beweist.

Bei *Gyrodactylus* liegen jedoch die Verhältnisse sehr viel klarer. Es bleibt nämlich nicht nur das Centriol, sondern das ganze Centrosom, Centriol + Centroplasma erhalten, dessen Größe und auch ohne die geringste Strahlung scharfes Hervortreten ein müheloses Nachweisen ermöglicht. Ferner ist es beständig, selbst noch während der Kopulation der Vorkerne, deutlich zu erkennen. Ein weiterer Vorteil andern Tieren gegenüber ergibt sich in der Lage des Eicentrosoms: da nämlich die zweite Reifespindel durchs ganze Ei geht, kommt das Eicentrosom an den vegetativen Pol zu liegen. Der männliche Vorkern rückt nun stets seitlich, mehr oder minder vom animalen Pol her gegen den weiblichen Vorkern vor, so daß niemals das Eicentrosom zwischen beide Vorkerne zu liegen kommt, wie bei andern Tieren, wo dieser Umstand es eben immer unmöglich macht zu entscheiden, ob die plötzlich wieder auftretenden Furchungscentrosomen aus dem alten Eicentrosom hervorgegangen sind, oder ob es die nur zeitweise nicht mehr strahlenden, dem männlichen Vorkern vorangehenden Spermacentrosomen sind, wie es Kostanecki glaubt. Spermastrahlung oder Centrosom sind aber bei *Gyrodactylus* überhaupt nicht nachzuweisen. Da bei *Gyrodactylus* die ruhenden Centrosomen als schwarze Kugeln stets zu erkennen sind, so sollte man annehmen, daß sie in gleicher Weise am Spermakern erkannt werden könnten, wenn sie vorhanden wären.

Ausdrücklich möchte ich betonen, daß ich in dem ununterbrochenen Fortbestand des Eicentrosoms etwas Primitives sehe, ein Verhalten, das wohl nur bei den wenigsten Tieren verwirklicht ist. Daneben bestehen sicherlich die Einführung des Centrosoms durch den Spermakern und auch die Entstehung »de novo«. Kostanecki geht gewiß zu weit, wenn er sich folgendermaßen ausdrückt: »Ich glaube indessen, daß in einer

so fundamentalen Frage ein prinzipieller Unterschied zwischen den verschiedenen Tierspecies nicht bestehen kann, daß hier vielmehr eine Einheitlichkeit herrscht, sowie in einer Reihe von andern Einzelheiten des Reifungs- und Befruchtungsprozesses graduelle Unterschiede vorkommen können, indem derselbe Prozeß bei einer Tierspecies mit größerer, bei der andern mit geringerer Deutlichkeit zutage tritt.« Mir scheint jedoch, daß selbst bei einem so wichtigen Vorgang wie der Befruchtung die Natur nicht nach einem Schema verfahren muß, wie es Boveri in seiner bekannten Formulierung des Befruchtungsprozesses aufgestellt hat: daß nämlich dem Eikern zur weiteren Teilung das Centrosom, dem Spermakern das nötige Plasma fehle, und somit das eingeführte Spermacentrosom das eigentlich Befruchtende sei. In der Centrosomenfrage kann man sich wohl ruhig der Ansicht Brauers anschließen, daß nämlich das Centrosom nur die Bedeutung eines Teilungsorganes hat und daß es deshalb ganz gleichgültig sein kann, wo es herstammt, Hauptsache ist, daß es überhaupt vorhanden ist. Übrigens ist auch Lillie in seiner letzten Arbeit der Überzeugung, daß die Centrosomenbefruchtungstheorie Boveris endgültig verlassen werden muß. Nach seiner Auffassung besteht innerhalb der Zelle "a certain qualitativ nucleo-plasmic relation"[1]), die durch den Reifeprozeß in Ei- und Samenzelle gestört wird. Die Bedeutung der Befruchtung liegt nun darin, daß sie die eingetretene Hemmung im Austausch zwischen Kern- und Plasmasubstanz wieder aufhebt.

3. Die erste Furchungsspindel.

Nachdem ich im vorigen Abschnitt über die Herkunft der Centrosomen der ersten Furchung gesprochen habe, bleibt über die Spindel selbst nicht mehr viel zu sagen übrig. In der Äquatorialplatte finden sich zwölf Chromosomen (Fig. 39). Sie fallen wieder durch verschiedene Größe auf, doch will ich darüber im Zusammenhang im nächsten Kapitel sprechen. Fig. 31 zeigt uns ein schönes Anaphasenbild, die Chromosomen sind schon fast an den Polen angelangt. Es lassen sich auch hier deutlich zwölf zählen. Die großen Centrosomen bestehen wieder aus dem Centroplasma, welches einen hellen Hof mit dem kleinen Centriol einschließt. Es hat also genau den gleichen Bau wie in den Reifungsteilungen. Spindelfasern sind wie auch bei den Reifeteilungen nur außerordentlich schwach angedeutet. Sie gehen jedenfalls aus dem Kernnetz hervor, das ja auch nur schwach ausgebildet ist. Das Centrosom kann sich unmöglich daran beteiligen, da es in den Anaphasen noch genau so

[1]) Nicht zu verwechseln mit R. Hertwigs qantitativer Kern-Plasmarelation.

groß ist wie im Stadium mit der Äquatorialplatte. Sind die Chromosomen an den beiden Centrosomen angelangt, so beginnt die Bildung des Ruhekernes durch das Übergehen der Chromosomen in Karyomeriten (Fig. 32) in genau der gleichen Weise, wie ich es von den beiden Vorkernen ausführlich geschildert habe. Die Zahl der ganz jungen Karyomeriten beträgt meistens etwa zwölf, doch fand ich auch nur neun und ebenso mehr bis zu 16. Mit zunehmender Größe sinkt ihre Zahl, in großen Furchungszellen meist bis auf ungefähr sechs, in kleineren noch weniger und in ganz kleinen findet sich überhaupt nur ein einziger Nucleolus. Es liegen also genau die gleichen Verhältnisse wie bei *Polystomum* vor. Wenn die Karyomeriten auftreten, beginnt die Durchschnürung der Zelle (Fig. 32). Hervorheben will ich noch das Verhalten der Centrosomen. Wenn die Chromosomen an den Polen angelangt sind, werden die Centren inaktiv. Zuerst hört die Strahlung auf, dann werden sie allmählich vom Rande aus gegen die Mitte zu schwarz. Daß dies mit auf einer Zunahme der Dichtigkeit des Centroplasmas beruht, beweist die Abnahme der Größe (Fig. 32). Eine Centriolenteilung wie vor der ersten Furchung konnte ich nicht noch einmal beobachten, wohl aber soeben erst geteilte kugelige, etwas auseinandergerückte schwarze Centrosomen (Fig. 38). Aus der ersten Furchung gehen zwei fast gleich große Zellen hervor, welche dann ihrerseits Mikromeren abschnüren. Bei *Polystomum* ist schon die erste Furchung ungleich, und konnte Goldschmidt hier wie bei jeder Mikromerenabschnürung die auffälligen Centrosomenunterschiede feststellen. Mit Sicherheit konnte ich Gleiches nicht nachweisen, muß allerdings hervorheben, daß die Centrosomen in den Furchungszellen entsprechend der abnehmenden Größe der Zellen kleiner werden und zudem nur ausnahmsweise schärfer hervortreten.

V. Größe, Gestalt und Anordnung der Chromosomen in Ei- und Furchungszellen.

Das Interessanteste an den Furchungszellen sind die zu beobachtenden Größenunterschiede der Chromosomen. In den Fig. 39—44 habe ich eine Reihe Äquatorialplatten gezeichnet, für deren Auswahl allein der Umstand maßgebend war, daß der Schnitt genau durch die Äquatorialebene geführt war, so daß alle Chromosomen auf einem Schnitt liegen. Da die Chromosomenzahl nicht zu hoch ist, sind solche Bilder geradezu von schematischer Klarheit. Die schönsten Bilder lieferten nun nicht aber etwa Äquatorialplatten der ersten Furchung. Hier sind nämlich trotz der Größe der Zelle die Chromosomen noch nicht so groß, wie in

späteren großen Furchungszellen, die kaum halb so groß wie die Eizellen sind. Dagegen sind in kleineren Furchungszellen die Chromosomen noch immer ziemlich groß, so daß die Äquatorialplatte fast die ganze Breite der Zelle einnimmt (Fig. 44 einer Spermatogonienzelle).

Schon bei der Besprechung der Reifeteilungen und Befruchtung wies ich auf die Größenunterschiede der Chromosomen hin. Ganz die gleichen Unterschiede finden sich bei den Furchungschromosomen. An denselben will ich sie nun eingehender besprechen, denn da die Chromosomen hier am größten sind, sind auch die Differenzen relativ größer. Schon ein flüchtiger Blick lehrt uns, daß die zwölf Chromosomen sechs Paare verschiedener Größe bilden, drei Paare größere und drei Paare kleinere. (Die gleich großen Chromosomen sind auf den Figuren mit gleichen Zahlen bezeichnet.) Am klarsten springen die Unterschiede in die Augen, wenn man die absolute Größe der Chromosomen auf gerade Linien überträgt und diese in eine aufsteigende Reihe anordnet, wie ich es in den Fig. 40*a* und 41*a* getan habe, die die sechs Größenstufen der Chromosomen der Fig. 40 und 41 genau abgemessen darstellen. Wir sehen dabei eine gesetzmäßige Zunahme der Größe, das größte ist etwa fünfmal so groß als das kleinste. Wenn wir nun die Chromosomen des Spermakernes und die Reifechromosomen des Eies betrachten, so finden wir gleichfalls, daß die sechs Stück alle verschieden groß sind, und zwar in der gleichen Weise (Fig. 20, 9*a*, 10*a*, 13). Es ist also wohl zweifellos, daß das doppelte Auftreten jeder Chromosomengröße in den Furchungszellen so zu erklären ist, daß das eine von ihnen vom Eikern, das andre vom Samenkern stammt. Auffallend ist, daß weder bei dem so nahe verwandten *Polystomum*, noch andern Trematoden, ähnliches zur Beobachtung gekommen ist, sonst spielt aber diese Erscheinung in der Literatur eine gewisse Rolle. Größenunterschiede wurden schon vielfach beobachtet. Das klassische Objekt stellen die Wanzen dar. Anhänger der Individualitätslehre der Chromosomen sahen darin eine wichtige Stütze ihrer Hypothese (Boveri u. a.). Dem gegenüber kamen die Gegner, so vor allem Meves und Fick zu der Überzeugung, daß eine wirkliche Gesetzmäßigkeit in den Größenunterschieden sich nicht feststellen ließe.

Fick (1905) glaubt, daß die Größenunterschiede darauf beruhen, daß jedes Chromosom längere Zeit braucht zur vollen regelmäßigen Ausarbeitung seiner typischen Form. Er stützt sich dabei auf die Untersuchungen Lebruns bei der Amphibienreifung und die Arbeiten von Helen King. Auch Vejdovsky glaubt, daß die bei den Reifeteilungen von Enchyträiden auftretenden Unterschiede nur zeitliche, durch ungleiches Wachstum hervorgerufene seien; in den Anaphasen sind alle

Chromosomen wieder gleich lang. Das ist aber bei *Gyrodactylus* nicht der Fall. Es wird einmal schon dadurch bewiesen, daß auf jeder Äquatorialplatte die gleichen Unterschiede in der Größe existieren, daß also eine wirkliche Gesetzmäßigkeit vorliegt; ferner weisen auch die in den frühen Prophasen auftretenden körnigen Chromosomenfäden schon von Anfang an verschiedene Größe auf. Desgleichen geht aus den Anaphasenbildern (Fig. 13, 18 und 31) hervor, daß auch da die Chromosomen noch verschieden groß sind und zwar in genau der gleichen Weise. Meves (1911), ein Gegner der Individualitätslehre, prüfte eine große Anzahl Muttersterne aus verschiedenen Geweben von *Salamandra maculosa*. Größenunterschiede konnte er im Gegensatz zu C. Rabl und Della Valla wohl feststellen, vermochte jedoch keine Gesetzmäßigkeit, geschweige denn eine Anordnung in Paaren zu erkennen. Freilich verlieren die Feststellungen Meves' dadurch an Wert, daß eben *Salamandra* wegen seiner hohen Chromosomenzahl kein sehr günstiges Objekt ist. Zudem sind die Unterschiede zwischen den einzelnen Chromosomen so gering, daß absolut genaue Resultate überhaupt nicht zu gewinnen sind. Nicht mit Unrecht fragt auch Fick: »ist es wirklich möglich, z. B. bei 22 Chromosomen elf Größenstufen trotz der Möglichkeit der perspektivischen Täuschung usw. sicher zu unterscheiden?« Betreffs der übrigen Literatur sei auf Meves' Arbeit verwiesen. In einer neueren Arbeit erwähnt Krüger (1911) auffallende Größenunterschiede während der Reifeteilungen von *Canthocamptus trispinosus*, zwei Chromosomen waren größer, eines sehr klein, die übrigen acht vermittelnd. Bei *C. staphylinus* sollen dagegen ähnliche Unterschiede nur vorübergehend durch ungleichzeitiges Wachstum bedingt sein. Dagegen finden Foot und Strobell (1912) als Gegner der Individualitätstheorie weder konstante Größen noch Form (bei *Euchistus crassus*).

Was meine Resultate bei *Gyrodactylus* anbelangt, so sind meines Wissens derartig klare Bilder bisher noch nicht bekannt gewesen. Dieser Trematod ist ein hierfür selten günstiges Objekt; die Chromosomenzahl 12 ist noch nicht zu hoch. Auf gut getroffenen Äquatorialplatten liegt jedes Chromosom frei für sich, ohne von seinem Nachbar bedeckt zu werden, so daß Zweifel über die Länge gänzlich ausgeschlossen sind. Zudem läßt sich die Größe leicht genau messen, da die Chromosomen lange gleichmäßig dicke Stäbe darstellen, die höchstens schwach gekrümmt oder an einem Ende hakig umgebogen sind[1]).

[1]) Janicki beschreibt die Chromosomen als »kleine mit Delafields Hämatoxylin sich stark dunkel färbende Körner von rundlicher Gestalt, immer umgeben von einem schmalen, hellen, sich nicht mitfärbenden Hof«. Vermutlich hat er Karyo-

Paarweise Anordnung und das Auftreten der Größenstufen in halber Zahl in den Geschlechtszellen wurde ebenfalls schon vielfach beobachtet. Montgomery (1901) und Schreiner (1906) lassen die Paarlinge nebeneinander liegen. Ein solches Verhalten vermochte ich als gesetzmäßig nicht zu erkennen. Dagegen glaubte ich manchmal Gonomerie feststellen zu können. In einigen Zellen schienen mir nämlich die Chromosomen so angeordnet zu sein, daß sich die Äquatorialplatte durch eine Linie in zwei Hälften teilen läßt, derart, daß auf jeder Seite korrespondierende Chromosomen liegen, z. B. Fig. 41, 44. In zahlreichen Platten läßt sich jedoch eine solche Gruppierung ohne Zwang nicht durchführen. Es scheint also die Anordnung der einzelnen Chromosomen keinem Gesetze zu unterliegen, sondern ganz vom Zufall abzuhängen.

Außer der verschiedenen Größe der Chromosomen spielen auch Formunterschiede eine Rolle. Meves führt die diesbezügliche Literatur in seiner Arbeit auf. Er selbst konnte bei *Salamandra* konstante Formunterschiede nicht feststellen und glaubt mit Baltzer (1908), daß die Gestalt allein von der Zugwirkung der Spindelfasern abhängig ist. Dieser Anschauung von Meves muß ich mich gemäß meinen Befunden an *Gyrodactylus* anschließen. Auf einigen Platten haben allerdings in der Größe einander entsprechende Chromosomen auch gleiche, meist hakenförmige Gestalt. Andre Platten lassen dagegen solche Formen nicht erkennen. Auch können korrespondierende Chromosomen ganz verschiedene Gestalt haben. Die Form ist also etwas durchaus Variables.

Häcker (1907) sucht die Größenunterschiede phylogenetisch zu erklären. Er führt sie auf einen »allmählichen Abbau und eine schließliche Elimination einzelner Chromosomen im Laufe der Phylogenie zurück.« Ebensogut könnte man wohl auch das Entgegengesetzte annehmen; beweisen läßt sich natürlich beides nicht.

Für die Individualitätstheorie sind konstante Größendifferenzen im Grunde nicht beweisender als überhaupt die Konstanz der Chromosomenzahl in jeder Tierart. Wichtiger ist, daß in einem solchen Verhalten, da man sicher mit Recht in den Chromosomen die Träger der Vererbung sieht, auch Qualitätsunterschiede der Chromosomen zum Ausdruck kommen müssen. Nur ist damit die Tatsache der verschiedenen Größe

meriten für Chromosomen angesehen. Merkwürdigerweise erwähnt auch Katharıner, der doch schon nach seinen Zeichnungen zu urteilen, wesentlich mehr Material als Janicki untersucht hat, nicht ein Wort von dem Größenunterschied, gibt freilich auch kein einziges Bild, auf welchem die Chromosomen gut zu erkennen wären. Die Fixierung seines Materials scheint wenig günstig gewesen zu sein.

auch noch nicht völlig erklärt: denn bei den meisten Tieren findet sich etwas Derartiges nicht, und dennoch müssen wir annehmen, daß auch deren Chromosomen untereinander von verschiedener Wertigkeit sind.

Zusammenfassung.

Zum Schluß sei noch eine kurze Zusammenfassung der gewonnenen Resultate gegeben.

Zunächst möge das Verhalten der chromatischen Bestandteile nochmals überblickt werden.

1. Ebenso wie Goldschmidt bei *Polystomum* bin ich bei *Gyrodactylus* zu der Überzeugung gekommen, daß die Karyomeriten sämtliches Chromatin der Chromosomen enthalten, aus denen sie durch direktes Aufquellen hervorgehen.

2. Umgekehrt gehen die Chromosomen aus den Karyomeriten hervor. Sie scheinen jedoch nur aus den beiden größten ihren Ursprung zu nehmen, in die durch Teilungs- und Wiederverschmelzungsprozesse vermutlich alles Chromosomenmaterial gesammelt wird. Ähnlich gehen auch aus dem großen Nucleolus des unreifen Eies die Chromosomen hervor. Einen Austritt des Chromatins der Nucleolen in den Kern in Form von feinen Körnchen, wie Janicki und Kathariner angeben, konnte ich nicht beobachten.

3. Die Normalzahl der Chromosomen beträgt zwölf und nicht acht, wie Kathariner und Janicki angeben.

4. In der ersten Reifeteilung ist bereits die reduzierte Zahl der Chromosomen (6) vorhanden. Katharinens Angaben, daß erst durch die zweite Reifeteilung die Reduktion herbeigeführt wird, ist irrtümlich. Die Chromosomen beider Reifeteilungen sind verschieden gestaltet. In der ersten finden sich neben f- und hantelförmigen Figuren ringartige Doppelstäbchen. In der zweiten nur einfache Stäbchen.

5. Das Spermatozoon dringt während der Ausbildung der Chromosomen ein. Es zerfällt bald darnach der Kopf in seine sechs Chromosomen.

6. Die Chromosomen zeigen sehr auffallende konstante Größenunterschiede; und zwar finden sich in den Reifeteilungen und in dem Spermakern stets drei größere und drei kleinere; in den Furchungszellen treten diese Größen in gleicher Weise, aber in doppelter Zahl auf, so daß man in der Tat noch männliche und weibliche Chromosomen vor sich hat. Doch zeigen die Paare keine irgendwie beschaffene konstante Anordnung. Konstante Formunterschiede sind ebenfalls nicht nachzuweisen.

Daran anschließend sei noch einmal kurz das Bemerkenswerteste über die achromatischen Strukturen erwähnt.

1. Entsprechend den Veränderungen im Kern machen die Centrosomen ganz gesetzmäßige Umwandlungen durch. Im ruhenden Kern sind sie als schwarze Kugeln ohne Strahlung vorhanden, gleichzeitig mit der Ausbildung der Chromosomen beginnen sie sich aufzulockern und von der Mitte aus heller zu werden. Es entsteht schließlich außen eine homogene Schicht von Centroplasma, die im Innern einen excentrisch liegenden Hof mit einem kleinen Centriol umschließt. Nach Erreichung dieses Stadiums ist eine kräftige Strahlung vorhanden, unter deren Einfluß die Auflösung der Kernmembran erfolgt. Die Centrosomen behalten während der Meta- und Anaphasen ihre volle Größe bei, um während der Ausbildung der Tochterkerne die umgekehrten Umwandlungsprozesse durchzumachen. Die Strahlung erlischt allmählich, die Centrosomen werden wieder kleiner, indem ihr Centroplasma dichter wird. Sie fangen nun wieder an, vom Rande aus schwarz zu werden. Noch bevor die Karyomeriten ihre volle Größe erreicht haben, erfolgt die Teilung des Centriols, worauf sich auch das ganze elliptische Centrosom teilt. Nunmehr rücken die Teilstücke als zwei völlig schwarze Kugeln an entgegengesetzte Pole der Zelle, wo sie fern von der Kernmembran im Plasma liegen.

2. Die Centrosomen sind also beständig in der Zelle nachzuweisen, und zwar bleibt nicht nur das Centriol erhalten, sondern auch das Centroplasma, so daß *Gyrodactylus* ein echtes Centrosom im Sinne Boveris besitzt.

3. In der ersten Reifespindel tritt eine auffallende Differenz in der Größe der beiden Centrosomen auf. Das am Eipol liegende ist etwa doppelt so groß als das am Richtungspol befindliche.

4. Die zweite Reifeteilung ist asymmetrisch. Sie besitzt nur das große Eicentrosom.

5. Die beiden Reifespindeln erstrecken sich durchs ganze Ei.

6. Spindelfasern sind in den Reife-, wie Furchungsspindeln nur schwach angedeutet, sie nehmen sicher nicht aus dem Centrosom bzw. Centroplasma ihren Ursprung.

7. Weder ein Spermacentrosom noch eine Spermastrahlung sind vorhanden.

8. Die Centrosomen der ersten Furchungsspindel nehmen aus dem großen Eicentrosom ihren Ursprung. Sie entstehen aus demselben auf die gleiche Art, wie in allen Furchungszellen die Centrosomen des nächsten Teilungsschrittes aus dem alten Centrosom hervorgehen (s. unter 1.).

Literaturverzeichnis.

Bambecke, v. 1898. Recherches sur l'ovocyte du Pholcus phalangoides. Arch. de Biologie.

Böhmig. 1898. Beiträge zur Histologie und Anatomie. d. Nemertinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIV.

Born, G. 1894. Die Struktur d. Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII.

Boveri, Th. 1888. Zellstudien. Hft. I u. II.

—— 1890. Zellstudien. Hft. III.

—— 1900. Zellstudien. Hft. IV.

—— 1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.

Bresslau, A. 1904. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI.

Buchner, P. 1911. Die Reifung des Seeigeleies b. experimenteller Parthenogenese. Arch. f. Zellf. Bd. VI.

Bütschli, O. 1876. Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation d. Infusorien. Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges. Bd. X.

Carnoy et Lebrun. 1897—1903. La Cytodiérèse de l'œuf. La Cellule. T. XII, XIV, XVI, XVII.

Fick, R. 1899. Über die Eireifung der Amphibien. Verh. d. Nat. Ges. Tübingen.

—— 1905. Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion u. Vererbung. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anat. Abt.) Suppl. 1905.

Fol, H. 1891. Le Quadrille des Centres. Arch. des sc. Phys. et Nat. T. XXV.

Foot, K. and Strobell, A. C. 1912. A Study of Chromosomes and Chromatin Nucleoli in Euchistus crassus. Arch. f. Zellf. Bd. IX.

Francotte, P. Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. Arch. d. Zoolog. T. VI. III. Série. 1898 und Mém. Cour. Acad. Belg. T. LV. 1897.

Goldschmidt, R. 1902. Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung u. Zellteilung b. Polystomum integerrimum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXI.

—— 1905. Reifung, Befruchtung u. Embryonalentwicklung d. Zoogonus mirus. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. XXI.

—— 1908. Über das Verhalten des Chromatins b. d. Eireifung u. Befruchtung d. Dicrocoelium lanceolatum. Arch. f. Zellf. Bd. I.

Günther, K. 1904. Über d. Nucleolus im reifen Echinodermenei und seine Bedeutung. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. Bd. XIX.

Gurwitsch, 1904. Morphologie u. Biologie d. Zelle.

Haecker, Val. 1899. Praxis u. Theorie der Zellen- u. Befruchtungslehre. Jena.

—— 1902. Über die Autonomie der väterlichen u. mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anat. Anz. Bd. XX.

—— 1909. Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebn. u. Fortschr. d. Zoolog. Bd. I.

Halkin, H. 1902. Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum. Arch. de Biol. T. XVIII.

Hartmann, M. 1902. Studien am tierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. XV.

Henneguy, L. F. 1902. Sur la formation de l'œuf, la maturation et la fécondation de l'ovocyte chez le Distomum hepaticum. C. R. Acad. Sc. (Paris). T. CXXXIV.

Hertwig, R. 1898. Kernteilung, Richtungskörperbildung u. Befruchtung v. Aktinosphaerium. Abh. k. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. XIX.

—— 1898. Über die Bedeutung der Nucleolen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Bd. XIV.

v. Janicki, C. 1903. Beziehungen zwischen Chromatin u. Nucleolen während d. Furchung d. Eies v. Gyrodactylus. Zool. Anz. Bd. XXVI.

Jörgensen, M. 1908. Untersuchungen über die Eibildung b. Nephelis. Arch. f. Zellf. Bd. II.

—— 1913. Zellenstudien I—III. Arch. f. Zellf. Bd. X.

Katharıner, L. 1893. Die Gattung Gyrodactylus v. Nordm. Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd X.

—— 1904. Über die Entwicklung von Gyrodactylus elegans v. Nordm. Zool. Jahrb. Suppl. VII. (Festschrift f. Weismann).

Kostanecki, K. 1904. Cytolog. Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIV.

—— 1906. Über die Herkunft d. Teilungscentren der ersten Furchungsspindel im befruchteten Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVIII.

Korschelt, E. 1895. Über Kernteilung, Eireifung u. Befruchtung b. Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX.

Korschelt u. Heider, 1913. Lehrbuch d. vergl. Entwicklungsgeschichte d. wirbellosen Tiere; allgemeiner Teil.

Krüger, P. 1911. Beiträge zur Kenntnis d. Oogenese bei Harpacticiden nebst biolog. Betrachtungen. Arch. f. Zellf. Bd. VI.

Lillie, F. R. 1898. Centrosome and sphere in the egg of Unio. Zool. Bull. Vol. I.

—— 1912. Studies of fertilization in Nereis III., IV. Journ. of experimental Zoology. Vol. XII.

Lubosch, W. 1902. Über die Eireifung der Metazoen etc. Ergebn. d. Anat. u. Entwickl. Bd. XI.

Mattiesen, E. 1904. Ein Beitrag zur Embryologie d. Süßwasserdendrocoelen. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXXVII.

Meves, F. 1911. Über die Chromosomenlängen b. Salamandra maculosa nebst Betrachtungen zur Individualitätsfrage. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVII.

Montgomery, Thos. H. 1899. Comparative Cytological Studies, with Especial Regard to the Morphology of the Nucleolus. Journ. of Morphol. Vol. XV.

—— 1901. A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Transact. Amer. Philos. Soc. Vol. XX.

Nachtsheim, H. 1913. Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei d. Honigbiene. Arch. f. Zellf. Bd. XI.

Rückert, J. 1892. Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies d. Selachier. Anat. Anzeiger. Bd. VII.

Schockaert, R. 1905. La fécondation et la segmentation chez le Thysanozoon Brochii. La Cellule. T. XXII.

Schubmann, 1905. Über die Eibildung u. Embryonalentwicklung von Fasciola hepatica. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. XXI.
Vejdovsky, F. 1907. Neue Untersuchungen über die Reifung u. Befruchtung. Prag 1907.
Wagener, G. 1860. Über Gyrodactylus elegans v. Nordm. Arch. f. Anat. u. Physiol.
Wheeler, W. M. 1895. The Behavior of the Centrosomes in the Fertilized Egg of Myzostoma glabrum. Journ. of Morph. Vol. X.
—— 1897. The maturation, fecondation etc. of Myzostoma glabrum. Arch. d. Biolog. T. XV.
Wilson, Ed. 1901. Experimental studies in cytology. Ia. II. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XII, XIII.
Zeller, E. 1872. Untersuchungen über d. Entwicklung u. d. Bau d. Polystomum integerrimum. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXII.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe bei Zeiss homog. Immers. Apochrom 2 mm und Compensations-Oc. 12 gezeichnet, nur die Fig. 9 *a*, 10 *a*, 20 und 44 mit Oc. 18. *c* = Centrosom; *nz* = Nährzellen; *rk* = Richtungskörper.

Tafel XXXII.

Fig. 1. Unreifes Ei mit einer kleinen und großen Nährzelle. Kern pseudopodienartig gelappt. Centrosom schwarz, nur 1 getroffen.

Fig. 2. Unreifes Ei. Lappung wird schwächer, oberes Centrosom von der Mitte aus hell werdend.

Fig. 3. Unreifes Ei. Oberes Centrosom nur noch mit dunklerer Rindenschicht. Innen mit schwachem Centriol. Nucleolus nicht mehr intensiv schwarz, mehr körnig gefärbt.

Fig. 4. Unreifes Ei. Im Nucleolus wird ein wirr durcheinander geschlungener chromatischer Faden sichtbar.

Fig. 5. Unreifes Ei. Lampenbürstenchromosomen innerhalb des Nucleolus.

Fig. 6. Unreifes Ei. Sehr feinkörnige Chromosomenfäden im achromatischen Nucleolus, 1 herauswandernd, einige bereits im Kernnetz. Centrosom beginnt zu strahlen.

Fig. 7. Unreifes Ei. Fast fertige Chromosomen ausgebildet. Centrosom kräftig strahlend. Spermatozoon ins Ei eingedrungen. Nucleolus nur skizziert.

Fig. 7 *a*. Nucleolus des Eies von Fig. 7. Deutliches Chromosom aus ihm herauskommend.

Fig. 8. Übertritt des Eies aus dem Ootyp in den Uterus (*u*). Sehr schönes Kernnetz.

Fig. 9. Erste Reifeteilung, Äquatorialplatte. Centrosomenunterschied. Spermakern mit Chromosomen.

Fig. 9 *a*. Chromosomen von Fig. 9 stärker vergrößert.

Fig. 10. Erste Reifeteilung wie Fig. 9.

Fig. 10 *a*. Chromosomen von Fig. 10 stärker vergrößert.

Fig. 11. Erste Reifeteilung wie Fig. 9 und 10.

Fig. 12. Erste Reifeteilung: Abschnürung des Richtungskörpers.

Fig. 13. Zwischen erster und zweiter Reifeteilung mit erstem Richtungskörper. Spermakern mit Chromosom. Centrosom nicht strahlend.

Tafel XXXIII.

Fig. 14. Beginn der zweiten Reifeteilung. ♂ Vorkern. Erster Richtungskörper.

Fig. 15. Dasselbe. Centrosom wieder strahlend.

Fig. 16. Zweite Reifeteilung. Anaphase.

Fig. 17. Dasselbe.

Fig. 18. Dasselbe.

Fig. 19. Zweite Reifeteilung, Telophase. Drei Richtungskörper.

Fig. 20. Spermakern stärker vergrößert.

Fig. 21. Reifes Ei. Beide Vorkerne in Karyomeritenbildung. Unregelmäßige Form, körnige Färbung der Karyomeriten. Rindenschicht des Eicentrosoms dunkler werdend.

Fig. 22. Reifes Ei. Etwas älter, Zahl der Karyomeriten nimmt zu. Männlicher Vorkern rückt gegen den weiblichen.

Fig. 23. Noch älter.

Fig. 24. Reifes Ei. Beide Vorkerne liegen nebeneinander, nur ungefähr noch zu trennen. Eicentrosom noch immer vorhanden. Karyomeriten homogener werdend.

Fig. 25. Reifes Ei kurz nach der Vereinigung der Vorkerne. Teilung des Centriols innerhalb des alten Eicentrosoms. Zahl der Karyomeriten wieder auf zwölf herabgemindert. Tiefschwarz. Kugelig werdend.

Fig. 26. Etwas älterer Furchungskern des reifen Eies. Centrosom geteilt als schwarze Kugel auseinanderrückend. Alle Karyomeriten kugelig, homogen gefärbt. Ei, das abnormalerweise doppelt befruchtet.

Fig. 27. Reifes Ei. Verschmelzung zweier Karyomeriten.

Tafel XXXIV.

Fig. 28. Reifes Ei. Die größten Karyomeriten beginnen Auflösung. Chromatinfärbung weicht zurück. Starke Vacuolisierung.

Fig. 29. Reifes Ei. Dasselbe.

Fig. 30. Reifes Ei. Fast fertige Chromosomen der ersten Furchung gegen das mächtig angewachsene strahlende Centrosom gerichtet. Ein noch unaufgelöster Karyomerit.

Fig. 31. Anaphase der ersten Furchung. Größenunterschiede der Chromosomen.

Fig. 32. Telophasen der ersten Furchung. Centrosomen schwarz werdend. Karyomeriten.

Fig. 33. Furchungszelle. In großen farblosen Karyomeriten feiner Chromatinfaden.

Fig. 34. Furchungszelle. Ein Chromosom aus dem großen achromatisch gewordenen Karyomeriten herauskommend. Andre schon im Kernnetz neben noch unaufgelösten Karyomeriten.

Fig. 35 u. 36. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte einer Furchungszelle. Alle Chromosomen ausgebildet. Das letzte kommt aus dem großen achromatisch gewordenen Karyomeriten heraus.

Die andern sind mehr oder weniger gegen die Karyomeriten zu gerichtet, ohne jedoch sie zu berühren. Die in der Mitte befindlichen Karyomeriten nur skizziert, liegen unter den Chromosomen.

Fig. 37. Furchungszelle. Chromosomen gegen das strahlende Centrosom gerichtet.

Fig. 38. Zwei-Zellenstadien. Rechte Zelle mit soeben geteiltem Centrosom; links die Teilstücke bereits weiter auseinandergerückt.

Fig. 39. Erste Furchung. Äquatorialplatte.

Fig. 40. Äquatorialplatte aus einer Furchungszelle. Gleich große Chromosomen mit gleichen Zahlen bezeichnet.

Fig. 41. Dasselbe.

Fig. 42. Dasselbe.

Fig. 43. Dasselbe.

Fig. 44. Äquatorialplatte einer Spermatogonie.

Fig. 40*a* u. 41*a*. Chromosomenlängen der Fig. 40 und 41 durch gerade Linien ausgedrückt.

LEBENSLAUF.

Ich, Otto Karl Gille, Sohn des Kaufmanns Otto Gille, protestantischer Konfession, wurde geboren am 24. Juli 1885 zu Halle a. S. Daselbst besuchte ich das Stadtgymnasium, mußte jedoch im Herbst 1902 in der Unterprima aus Gesundheitsrücksichten die Schule vorzeitig verlassen. Ich wandte mich nunmehr der praktischen Landwirtschaft zu, in den Jahren 1903 und 1904 auf dem Rittergute Burg-Radewell b. Halle, 1905 auf dem Schulgut zu Pforta. Da meine Gesundheit sich wieder gekräftigt hatte, ließ ich mich von Herbst 1905 an in dem Privatinstitut von Dr. Krause zu Halle auf das Abitur vorbereiten. Durch Verfügung des Königl Provinzial-Schul-Kollegiums zu Magdeburg dem Gymnasium zu Sangerhausen überwiesen, bestand ich daselbst Ostern 1907 die Reifeprüfung. Ich bezog dann im Sommersemester 1907 die Königliche Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg und widmete mich 2 Semester vornehmlich naturwissenschaftlichen Studien. Ostern 1908 siedelte ich dann an die Ludwig-Maximilians-Universität München über, wo ich bis jetzt anatomischen und naturwissenschaftlichen Studien oblag.

In Halle waren meine akademischen Lehrer die Professoren Ebbinghaus, Goldschmidt, Grenacher, Klebs, Noll, Taschenberg, Volhard und Waentig; ferner die Doktoren Brüel, Küster, und Wüst. In München die Professoren: v. Baeyer, Broili, Doflein, v. Goebel, Hegi, Goldschmidt, v. Hertwig, Maas, Mollier, Neumayer, Rothpletz, v. Röntgen, Rückert, Stromer v. Reichenbach, Voll, Weinland und Dr. Buchner.

Ihnen allen schulde ich Dank.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.